

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

N°

THÈSE

Année 1899

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le 6 Décembre 1899

Par M. Charles LEFEUVRE

Né à Rennes, le 16 mai 1875

ÉTUDE MYOGRAPHIQUE

DE LA

CONTRACTION MUSCULAIRE

CHEZ L'INSECTE

Président : M. CHARLES RICHET, Professeur.

Juges { M. FOURNIER, professeur.
M. GAUCHER, professeur agrégé.
M. HEIM, professeur agrégé.

PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

19, RUE HAUTEFEUILLE, PRÈS DU BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

ÉTUDE MYOGRAPHIQUE

DE LA

CONTRACTION MUSCULAIRE

CHEZ L'INSECTE

UNIVERSITÉ DE PARIS. FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen..... M. BROUARDEL.
Professeurs MM.

Anatomie	FARABEUF.
Physiologie	Ch. RICHET.
Physique médicale	GARIEL.
Chimie organique et chimie minérale.....	GAUTIER.
Histoire naturelle médicale.....	BLANCHARD.
Pathologie et thérapeutique générales.....	BOUCHARD.
Pathologie médicale.....	DEBOVE.
Pathologie chirurgicale.....	HUTINEL.
Anatomie pathologique	LANNELONGUE.
Histologie.....	CORNIL.
Opérations et appareils.....	MATHIAS DUVAL.
Pharmacologie.....	TERRIER.
Thérapeutique et matière médicale.....	POUCHET.
Hygiène	LANDOUZY.
Médecine légale.....	PROUST.
Histoire de la Médecine et de la Chirurgie.....	BROUARDEL.
Pathologie comparée et expérimentale	BRISSAUD.
	CHANTEMESSE
Clinique médicale.....	POTAIN.
	JACCOUD.
	HAYEM.
Clinique des maladies des enfants.....	DIEULAFOY.
Clinique des maladies syphilitiques.....	GRANCHER.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.....	FOURNIER.
Clinique des maladies nerveuses	JOFFROY.
	RAYMOND.
Clinique chirurgicale	DUPLAY.
	LE DENTU.
	TILLAUX.
Clinique ophtalmologique	BERGER.
Clinique des voies urinaires.....	PANAS.
Clinique d'accouchements	GUYON.
	PINARD.
	BUDIN.

Agrégés en exercice.

MM.	MM.	MM.	MM.
ACHARD.	DESGREZ.	LEJARS.	THIROLOIX.
ALBARRAN.	DUPRÉ.	LEPAGE.	THIÉRY.
ANDRÉ.	FAURE.	MARFAN.	THOINOT.
BONNAIRE.	GAUCHER.	MAUCLAIRE.	VAQUEZ.
BROCA (André).	GILLES de la TOURETTE.	MÉNÉTRIÉR.	VARNIER.
BROCA (Aug.).	HARTMANN.	MÉRY.	WALLICH.
CHARRIN.	LANGLOIS	ROGER.	WALTHER.
CHASSEVANT.	LAUNOIS	SEBILEAU.	WIDAL.
DELBET.	LEGUEU.	TEISSIER.	WURTZ.

Chef des travaux anatomiques : M. RIEFFEL.

Le Secrétaire de la Faculté : M. PUPIN.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'école a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

N°

THÈSE

Année 1899

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue le 6 Décembre 1899

Par M. Charles LEFEUVRE

Né à Rennes, le 16 mai 1875

ÉTUDE MYOGRAPHIQUE

DE LA

CONTRACTION MUSCULAIRE

CHEZ L'INSECTE

Président : M. CHARLES RICHET, Professeur.

Juges : { M. FOURNIER, professeur.
M. GAUCHER, professeur agrégé.
M. HEIM, professeur agrégé.



PARIS

LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS

19, RUE HAUTEFEUILLE, PRÈS DU BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1900

A mon Président de Thèse

M. LE PROFESSEUR CHARLES RICHEL

PROFESSEUR DE PHYSIOLOGIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

CHEVALIER DE LA LÉGION D'HONNEUR

MEMBRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

A MON PÈRE

M. LE DOCTEUR LEFEUVRE

PROFESSEUR DE PYSIOLOGIE A L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE RENNES

A MA MÈRE

A MON FRÈRE

A MA SŒUR

A MES AMIS

ÉTUDE MYOGRAPHIQUE DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE CHEZ L'INSECTE

INTRODUCTION

De tout temps, les physiologistes ont, pour chercher à se rendre compte du fonctionnement de l'organisme humain, étudié chez les animaux la physiologie des organes semblables à ceux que l'on trouve dans le corps de l'homme. La physiologie en effet est une science essentiellement expérimentale et l'expérience est, chez l'homme, le plus souvent impossible. On a donc choisi comme sujets d'étude, parmi les animaux, ceux dont les organes se rapprochaient anatomiquement le plus de ceux de l'homme, pensant avec raison que, là où il y a similitude de structure, il y a aussi similitude dans le mécanisme de la fonction. Mais chez ces animaux supérieurs le fonctionnement des organes est presque aussi compliqué que chez l'homme, de sorte qu'il est parfois très difficile d'en saisir le mécanisme.

Il serait plus profitable et plus facile d'aller, en physiologie comme dans toutes les sciences, du simple au complexe et de commencer par conséquent l'étude de toute fonction par l'étude de cette fonction chez l'animal où elle se trouve réduite à sa plus grande simplicité. Or, on sait que là où la fonction est simple la structure anatomique de l'organe qui la produit l'est également, de sorte que l'on devrait étudier tout d'abord la physiologie des êtres situés anatomiquement le plus bas dans l'échelle animale.

Malheureusement cette partie de la physiologie comparée a été pendant longtemps laissée de côté. DE VARI-
CNY déplore cette lacune dans l'introduction de sa thèse : « D'une façon générale, dit-il, la physiologie des animaux inférieurs jusqu'ici très négligée me semble devoir attirer l'attention à tous les égards. Ce sont des organismes plus simples, moins perfectionnés, chez lesquels les fonctions sont également moins compliquées. Il y a donc tout intérêt à en aborder l'étude et peut-être telles questions très ardues à étudier sur les animaux supérieurs et l'homme seraient-elles plus aisément résolues si l'on en commençait l'étude là où elles sont le moins complexes ».

Certaines questions, qui, chez les animaux supérieurs, ont donné lieu à un nombre très considérable de travaux, ont été peu étudiées chez les animaux inférieurs; c'est le cas pour les questions qui se rattachent à la physiologie de la fibre musculaire. Malgré le grand intérêt qu'elle présente, la physiologie comparée du muscle était tellement mal connue qu'en 1882 le professeur RICHET, dans

son ouvrage sur les muscles et les nerfs, ne pouvait donner à ce sujet que quelques indications générales : « Je voudrais, dit-il, vous faire maintenant la physiologie comparée de la secousse musculaire ; mais malheureusement c'est un chapitre qui n'a pas encore excité la curiosité des physiologistes, de sorte que nos données à ce sujet sont des plus limitées. Je crois même qu'on n'a fait d'observations myographiques un peu suivies que sur la grenouille, le crapaud, le lapin, l'homme, l'écrevisse. C'est là assurément une lacune très regrettable et qu'il ne serait pas bien difficile de remplir. »

C'est la lecture de ce passage du livre de RICHET, qui nous a donné l'idée de tenter l'étude myographique du muscle de l'insecte et nous a engagé à apporter ainsi notre faible tribut à la physiologie du muscle des invertébrés.

Bien que depuis 1882, époque à laquelle parut le livre du professeur RICHET, on ait fait sur la physiologie musculaire des invertébrés un certain nombre de travaux, cette partie de la physiologie est encore assez mal connue. A part la physiologie du muscle de l'écrevisse, étudiée très complètement par RICHET, il n'existe guère sur ce sujet que des travaux assez sommaires. FRÉDÉRICQ et VANDELVELD ont étudié le muscle du homard ; ROMANES, les muscles des méduses ; DE VARIGNY, les muscles de quelques invertébrés marins. Quant aux muscles de l'insecte, les recherches qu'ils ont entraînées sont surtout des recherches histologiques. On ne peut guère citer comme travaux ayant rapport à la physiologie du muscle de

l'insecte que les travaux de MAREY (1) et ceux de FLEISCHL (2), relatifs aux mouvements des ailes et au vol, et les travaux de PLATEAU (3) et de CAMÉRANO (4) sur la force absolue du muscle des insectes; l'étude myographique n'ayant guère été faite chez l'insecte; que par FRÉDÉRICQ pour les muscles de l'*Hydrophile*, ROLLET pour les muscles du *Lucanus cervus* et de l'*Hydrophilus piceus*, PATRIZI pour le *Bombyx mori*, SCHONLEIN pour le *Dytiscus marginalis*.

C'est par conséquent un sujet à peu près neuf dont nous entreprenons l'étude; nous pouvons même dire qu'il l'est tout à fait, car, dans le cours de nos recherches bibliographiques, nous n'avons trouvé aucun travail relatif à la physiologie du muscle des *orthoptères*.

Si le muscle que nous avons étudié ressemble par beaucoup de points aux muscles connus physiologiquement aujourd'hui, il en diffère parfois beaucoup; aussi avons-nous répété un grand nombre de fois nos expériences et avons-nous poursuivi nos recherches pendant deux étés consécutifs avant de publier des résultats qui semblent parfois absolument contraires à ce qui est admis généralement.

Nous profitons de l'occasion que nous offre aujourd'hui la publication de notre thèse inaugurale pour remercier

(1) MAREY. *Journal de l'Anatomie*, t. VI, p. 19.

(2) FLEISCHL. *Centralblatt f. med. Wiss.* 1875, p. 469.

(3) PLATEAU. *Bull. de l'Académie Royale de Belgique*, 2^e série, vol. XX, 1865, et vol. XXII, 1866.

(4) CAMERANO. Recherches sur la force absolue des muscles fléchisseurs des mandibules des coléoptères (*Archives italiennes de Biologie* 1893).

nos Maîtres de l'Ecole de Rennes qui dirigèrent nos études médicales avec tant de bienveillance et de soins. C'est pour nous un devoir auquel nous n'aurions garde de manquer. Il est d'ailleurs bien doux à remplir, surtout lorsqu'on a eu comme nous le rare bonheur de compter son Père parmi eux. Que M. le docteur LEFEUVRE, notre père, reçoive donc ici la dédicace de ce travail en témoignage de notre sincère affection et de notre respectueuse reconnaissance. Elle lui sera, nous en sommes persuadé, doublement agréable : agréable à cause de l'auteur, agréable aussi à cause du sujet. C'est lui, en effet, qui nous donna le goût des recherches de physiologie et nous apprit à aimer cette science si captivante. Ce travail, dont il a suivi jour par jour la venue, lui rappellera les longues heures si vite et si agréablement passées ensemble à son laboratoire, alors que nous étions son préparateur.

Nous ne devons pas oublier non plus qu'au début de nos études nous avons été préparateur de physique, puis d'histologie ; nous remercions donc MM. les docteurs DESCHAMPS et PERRIN DE LA TOUCHE de nous avoir initié aux recherches de laboratoire. Que ce dernier nous permette en particulier de lui témoigner toute notre gratitude pour la bienveillance qu'il montra pour nous pendant les trois années que nous passâmes à son laboratoire et pour les précieux conseils qu'il nous prodigua tout dernièrement encore au sujet de la partie histologique de ce travail.

Nous avons suivi à l'Hôtel-Dieu de Rennes les leçons des docteurs DAYOT père et fils, DELACOUR, BERTHEUX, PERRET, nous nous souviendrons toujours qu'ils nous rendirent

l'étude de la clinique aussi attrayante qu'instructive.

M. le docteur WEISS, dont la compétence en la matière est si connue, eut la bonté de nous fournir des renseignements bibliographiques utiles sur la physiologie des muscles; nous lui adressons nos meilleurs remerciements.

Nous n'oublierons jamais avec quelle amabilité M. le professeur CH. RICHEL nous donna, l'an dernier, des conseils pour continuer ce travail et avec quelle bienveillance il nous reçut tout dernièrement lorsque nous allâmes solliciter près de lui l'honneur de l'avoir comme président de thèse.

CHAPITRE PREMIER

Anatomie et Histologie du Muscle

Ayant l'intention d'étudier la physiologie du muscle de l'insecte, nous avons tout naturellement pris comme sujet d'étude les insectes chez lesquels ce genre de recherches paraissait le plus facile, étant donné le développement considérable de leurs membres postérieurs. Nous avons choisi les Orthoptères sauteurs, et en particulier la Sauterelle, que l'on rencontre si facilement sur nos landes bretonnes.

Mais la structure du muscle de la patte, qui varie beaucoup suivant l'espèce d'insecte que l'on étudie, n'est même pas absolument identique chez les différentes sauterelles, de sorte qu'il est nécessaire, avant de commencer cette étude, de déterminer exactement la variété de sauterelle dont nous nous sommes servi ; d'étudier la disposition anatomique de ses muscles et d'en fixer d'une façon précise la constitution histologique.

Toutes nos expériences ont été faites sur le *Decticus Verrucivorus* ou Sauterelle à sabre. Cet insecte est assez commun sur les landes exposées au soleil, où on le rencontre de juillet à la fin de septembre. C'est une sauterelle longue de 28 à 30 millimètres, de couleur grisâtre, parfois un peu verdâtre. Lorsqu'on la saisit, elle mord très fortement ; mais sans que cette morsure paraisse

produire aucun accident fâcheux ; elle sécrète en même temps par la bouche une liqueur d'un brun noirâtre, âcre à laquelle les paysans suédois attribuent la propriété de faire disparaître les verrues, ce qui a valu à l'insecte sa dénomination de *verrucivore* (1). La femelle, un peu plus grosse que le mâle, présente à l'extrémité de son abdomen une longue tarière destinée à enfouir ses œufs dans le sol, d'où son nom populaire de *sauterelle à sabre*.

Cet animal est remarquable par le développement très considérable de ses membres postérieurs ; la cuisse a environ 2 centimètres de long ; la jambe a une longueur égale, est très grêle et terminée par un tarse à quatre segments.

La cuisse, très globuleuse à sa partie supérieure, ne contient que deux muscles : un fléchisseur et un extenseur. Ce dernier, destiné à produire le saut, est de beaucoup le plus développé. Ce sont deux muscles à disposition penniforme ; leurs faisceaux très isolés s'attachent d'une part sur la carapace chitineuse de la cuisse et viennent de là se fixer comme les barbes d'une plume tout le long d'un tendon très grêle.

L'oxygène est apporté en grande quantité aux muscles par deux grosses trachées ; l'une, superficielle, se trouve sur le muscle fléchisseur ; la deuxième, plus volumineuse, est située entre le fléchisseur et l'extenseur. De ces deux gros troncs partent des trachées plus petites qui sont situées entre chaque faisceau musculaire, de sorte que la disposition des trachées est penniforme, comme celle des muscles. On peut d'ailleurs voir tous ces détails sur la

(1) LABOULBÈNE, Dictionnaire des Sc. médicales ; LAROUSSE, Encyclopédie, article *Sauterelle*.

figure 1 de la planche I, qui représente une patte droite grossie de moitié. La carapace de la moitié externe de la cuisse a été enlevée, sauf à la partie supérieure, pour montrer la disposition des deux muscles et de leurs trachées.

Structure histologique des Muscles. — *Technique.* — Pour cette étude de la constitution histologique du muscle qui nous occupe, nous avons eu recours à deux genres de préparations : des dissociations et des coupes.

La première méthode ne nous a pas donné d'excellents résultats; en effet, la dissociation en cylindres primitifs est extrêmement facile; il suffit de quelques coups d'aiguille donnés sur un fragment de muscle placé dans l'alcool au tiers pendant 24 heures; mais les préparations ainsi obtenues sont trop épaisses pour être examinées avec de forts grossissements et ne permettent pas d'étudier les détails de la situation transversale. Si l'on désire avoir une dissociation non plus en cylindres primitifs, mais en fibrilles, on est obligé de se servir de la technique indiquée par RENAULT (1). Le muscle est placé dans une solution concentrée d'acide picrique, puis lavé et mis à l'éluve à 70° ou 75° pendant 24 heures. Dans ces conditions, la dissociation en fibrilles s'opère plus facilement, mais les résultats que nous a donnés cette technique ont cependant été assez médiocres, ce traitement énergique ayant semblé altérer la striation transversale du muscle.

Les coupes nous ont mieux réussi, et toutes les figures que nous publions dans la planche I ont été obtenues par cette méthode. Voici la technique dont nous nous sommes servi :

(1) RENAULT, Traité d'histologie pratique, 1893, note de la p. 632.

La patte de la sauterelle étant détachée du corps, on fléchit la jambe sur la cuisse et on la maintient dans cette position au moyen d'un fil ; puis on fait quelques incisions dans la carapace chitineuse pour permettre au réactif fixateur de pénétrer plus facilement et on place le membre ainsi préparé dans une solution de formol picrique pendant 3 ou 4 heures. Le muscle extenseur de la patte se trouve, dans ces conditions, fixé, contracturé tendu, comme le conseille le professeur RENAULT ; le muscle fléchisseur est également fixé en contraction, mais non tendu. Lorsque la fixation est terminée, la pièce est débarrassée complètement de la carapace chitineuse, mise dans l'alcool absolu, puis incluse dans la paraffine, débitée en coupe, colorée soit à l'*hemalun* de MAYER et à l'*éosine aurantia*, soit à l'aide d'une solution alcoolique de *vert lumière* et enfin montée dans la résine Dammar.

Nous avons fait deux séries de coupes : les unes sont des coupes transversales, les autres des coupes longitudinales.

1° COUPES TRANSVERSALES. — Elles sont surtout destinées à étudier la disposition des faisceaux musculaires des noyaux et du tissu conjonctif interfasciculaire. On voit de suite sur ces coupes (fig. 2, pl. I) que les noyaux sont presque tous situés sous le sarcolème, à la périphérie des cylindres primitifs ; ce sont des noyaux marginaux. Les noyaux intrafasciculaires sont extrêmement rares, c'est à peine si on en trouve un ou deux par préparation, et encore pas dans toutes.

Les noyaux sont nombreux et fortement granuleux. Sur une coupe transversale, ils ont un diamètre de 3 μ . 9 à 7 μ . 8 ; sur une coupe longitudinale, on leur trouve une longueur de 20 μ . 4 ; ils sont donc très allongés.

Les cylindres primitifs sont assez irréguliers comme forme et comme grosseur. Les uns se rapprochent de la forme cylindrique et ont de 26 à 35 μ de diamètre ; d'autres ont une section rectangulaire.

On trouve à peine de tissu conjonctif entre les cylindres primitifs, ce qui explique avec quelle facilité on opère leur dissociation. A l'intérieur de l'aire représentant la coupe du faisceau primitif, on voit le réseau formé par la coupe des colonnettes de LEIDIG, aspect auquel on donne ordinairement le nom de champs de CONHEIM.

2° COUPES LONGITUDINALES. — On trouve dans la préparation deux sortes de fibres présentant une striation longitudinale et transversale bien différente l'une de l'autre. Les unes sont dissociées et leur groupement en cylindres primitifs ne se devine que par la disposition des séries de noyaux placés longitudinalement et qui indiquent les limites des faisceaux primitifs ; ces fibres appartiennent au muscle extenseur de la jambe et sont fixées contracturées tendues. Les autres ne se sont pas du tout dissociées et conservent leur groupement en faisceaux primitifs, très nets : ce sont celles du muscle fléchisseur fixé, contracté, non tendu.

La striation transversale étant très différente dans les deux cas, nous allons d'abord l'étudier sur le muscle qui nous intéresse le plus ici : le muscle extenseur fixé contracturé tendu. Pour étudier ces fins détails de la situation transversale, nous nous sommes servi de l'objectif à immersion homogène 1/12 de LEITZ et d'un oculaire 4.

Les fibrilles qui ici sont dissociées (pl. I, partie gauche de la fig. 3) mesurent 1 μ ,8 de diamètre et présentent une striation très nette et relativement simple, si on la com-

pare à la striation transversale du muscle de la patte du *lucane*. Voici quelle est la constitution du segment contractile, telle que la montre la figure 4 (pl. I) représentant 3 fibrilles isolées ainsi que le schéma de la figure 6 (pl. I).

1 disque mince.

1/2 disque clair.

1/2 disque épais.

1 large strie de Hensen.

1/2 disque épais.

1/2 disque clair.

1 disque mince.

Le segment contractile a une longueur de 9μ d'un disque mince à l'autre; le demi-disque clair $0\mu, 9$, le demi-disque épais $2\mu, 7$, la strie de Hensen $1\mu, 8$.

Si nous examinons maintenant le muscle fléchisseur fixé contracté non tendu, nous avons un aspect bien différent. Voici comment est formée la striation d'un faisceau primitif :

Le disque mince est remplacé par deux séries linéaires de grains séparées par un espace clair ; puis un espace clair — un disque foncé formé d'une série de bâtonnets — un espace clair et la double rangée de grains (fig. 5, pl. I). On peut représenter cette constitution complexe par le schéma de la figure 7 (pl. I).

N'ayant pas l'intention de faire ici un travail d'histologie, nous avons arrêté là notre étude de la structure du muscle sans rechercher si ces deux aspects si dissimilaires de la striation provenaient d'un examen de la fibre musculaire dans deux états différents ou de l'existence d'un système de striation spéciale pour le muscle extenseur et le muscle fléchisseur. Cela serait possible, étant



Patte Droite.

vue par sa face interne

Disposition des tendons et des trachées



Fig. 3.

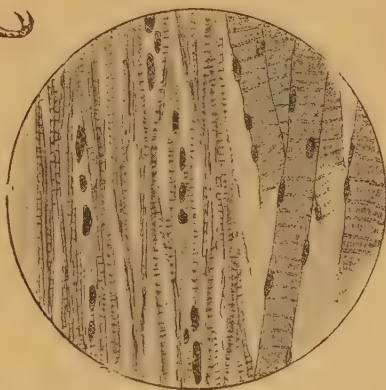


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



donné que le muscle extenseur de la jambe, ayant chez la sauterelle une fonction spéciale, le saut, sa structure histologique pourrait être modifiée en vue de cette adaptation particulière.

CHAPITRE II

Technique Générale

1. — INSTRUMENTATION

Pour aborder l'étude graphique de la contraction musculaire de l'insecte, il fallait évidemment être muni d'un instrument très léger et très sensible, de façon à ce que les plus petits changements dans la longueur du muscle soient appréciables et que, de plus, ces mouvements ne soient pas modifiés par l'inertie de l'instrument.

Voici l'instrumentation qui nous a servi dans ces recherches. Notre appareil se compose : — 1° d'un myographe à poids ; — 2° d'un instrument destiné à maintenir et à exciter la patte séparée du corps de l'animal.

I. LEVIER MYOGRAPHE (1). — Nous avons cherché à le rendre le plus léger possible, surtout à son extrémité, de façon à éviter autant que possible les effets dus à l'inertie. Ce levier est formé par une paille de blé que l'on a diminuée dans la plus grande partie de sa longueur pour la rendre plus légère. Une de ses extrémités est terminée par une plume en baleine très flexible ; l'autre est traversée par un axe en acier monté à pivot entre deux vis.

(1) MAREY. Du mouvement dans les phénomènes de la vie, 1886, p. 278.
— MAREY. La Méthode graphique, pp. 193 et suiv., pp. 507 et suiv. Article Myographe, du Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales.

A cinq millimètres de son point de rotation, le levier porte deux crochets (*c* et *c'*, fig. 1 pl. II) destinés à recevoir l'un le fil venant de la patte, l'autre celui qui va au poids. Le levier a une longueur totale de 10 cm.

Lorsque le levier a été déplacé par la contraction du muscle, il est ramené à sa position par un fil qui se réfléchit sur une poulie extrêmement mobile *p*, et soutient un petit plateau d'aluminium très léger (53 milligrammes) dans lequel on place les poids.

Levier et poulie sont portés à l'extrémité d'une tige carrée *g* qui, passant à frottement doux dans une glissière *d*, permet d'approcher facilement la plume du cylindre enfumé.

II. SUPPORT EXCITATEUR. — On ne pouvait fixer au moyen d'épingles la patte de l'insecte sur la planchette de liège qui sert ordinairement aux recherches myographiques. La fixation n'est pas assez complète et la carapace chilineuse est, chez la sauterelle, si peu résistante qu'elle eût été déchirée, en mettant dans le plateau un poids même très faible.

Le support spécial qui nous a servi dans ces recherches se compose d'une pièce d'ébonite plate, dont le bord supérieur est évidé en gouttière (pl. II, fig. 2 et 3). Cette gouttière contient de la cire à modeler dans laquelle il est très facile de fixer solidement la patte en expérience. La pièce d'ébonite peut tourner autour de son axe vertical et être fixée dans la position voulue au moyen d'un petit écrou, *e*. Deux fils de platine très fins, *ff*, communiquant avec deux bornes, servent à exciter le muscle. Tout l'appareil est comme le levier, porté à l'extrémité d'une tige qui permet de l'approcher ou de l'éloigner selon les besoins.

Nos premières expériences ont été faites en réunissant le muscseau myographe à l'aide d'un cheveu. Nous avons choisi ce lien à cause de sa souplesse et de sa ténuité, conditions indispensables, étant donnée la délicatesse des expériences qui font l'objet de nos recherches. Mais si le cheveu répondait admirablement à ces deux exigences, il avait également un très grand défaut, celui d'être élastique. Nos graphiques étaient déformés dans la période de descente du levier, surtout lorsque l'amplitude de la contraction était considérable. Après l'inscription d'une secousse musculaire, on voyait une série d'oscillations qui provenaient en grande partie de l'élasticité du cheveu, comme nous nous en sommes assuré en laissant aller brusquement le levier attaché solidement à un point fixe par un cheveu. Ces inconvénients ont en partie disparu en se servant d'un fil de platine iridié extrêmement fin ($1/50$ de millimètre). Il y a encore quelques oscillations, mais elles sont dues à l'élasticité du muscle et on ne peut pour les faire disparaître augmenter, comme le conseille M. MAREY, la pression de la plume sur le cylindre, sans s'exposer à déformer le tracé d'une autre façon. En effet, le poids qui ramène le levier à sa position étant en général assez faible, le frottement de la plume sur le cylindre doit être très faible pour être négligeable.

2. — MANUEL OPÉRATOIRE GÉNÉRAL

La disposition de l'appareil myographique étant la même pour toutes les expériences, nous allons en décrire une fois pour toutes la technique générale.

Une des pattes postérieures de l'insecte est coupée au

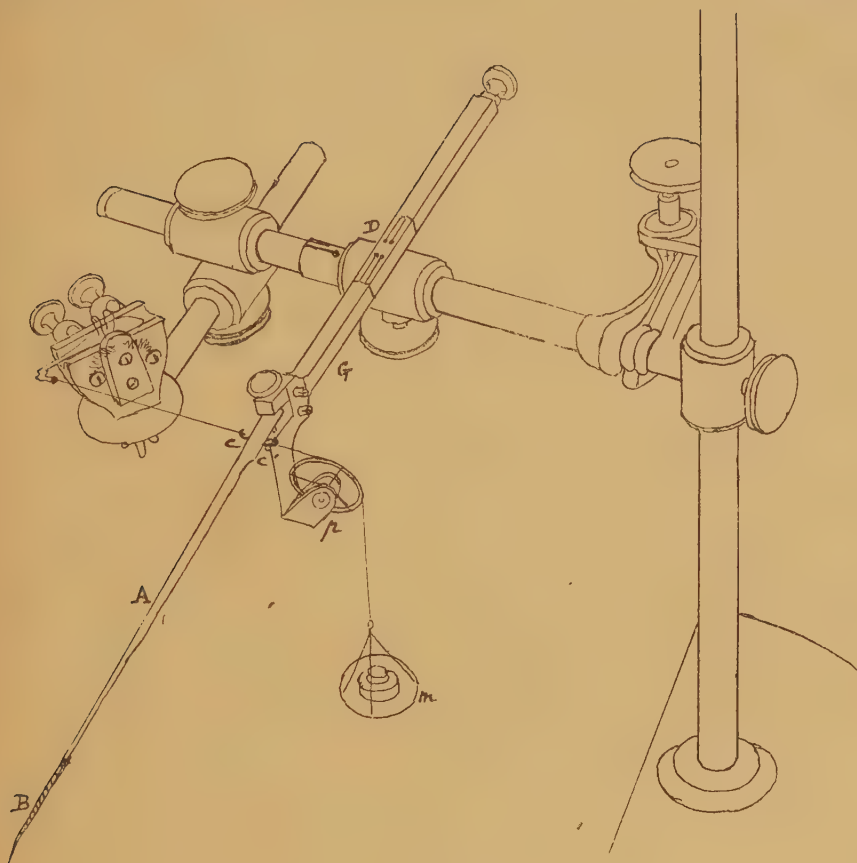


Fig. 1

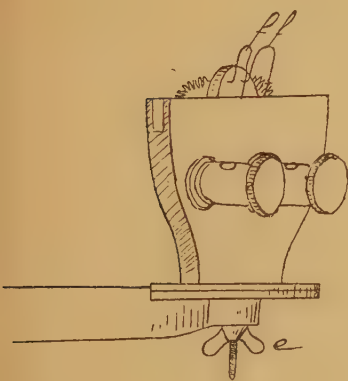


Fig. 2

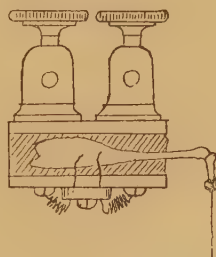


Fig. 3

ras du thorax, à l'aide d'une paire de ciseaux fins. Très souvent l'animal étant tenu par la patte, il la détache par une sorte d'amputation automatique. Ce phénomène, observé d'abord chez le crabe, a été déjà signalé et décrit chez la sauterelle par FRÉDÉRICQ et CONTEJEAN (1). Il est connu sous le nom d'*autotomie*.

Dans ce cas, la séparation se fait au niveau de l'articulation de la hanche avec le fémur. La jambe est alors sectionnée à deux millimètres de l'articulation et disposée dans la gouttière, la face externe en dessus, l'articulation de la cuisse avec la jambe dépassant légèrement le support d'un côté. Le membre est alors complètement immobilisé avec de la cire à modeler, puis on pratique à l'aide d'une aiguille très fine deux petits trous distants de deux millimètres qui traversent la carapace de la cuisse près de son bord supérieur. On y introduit les deux fils excitateurs qui se trouvent ainsi plongés dans le muscle extenseur de la jambe. Il n'y a plus alors qu'à fixer, avec une goutte de cire à cacheter portée à l'extrémité d'une aiguille chauffée, le fil venant du levier sur le moignon de jambe. Ceci fait, on dispose le support excitateur, grâce aux mouvements variés dont il jouit, de façon à ce que le fil soit tendu, que le levier soit perpendiculaire au cylindre, que la traction se fasse perpendiculairement au levier ; toutes conditions nécessaires pour l'obtention d'un bon tracé myographique.

Comme on le voit, nous n'obtenons pas l'inscription de la contraction du muscle en attachant le levier directe-

(1) CONTEJEAN, C. R. 27 octobre 1890.

FRÉDÉRICQ, *Revue Scientifique*, 13 novembre 1886, p. 618 et article *Autotomie* du Dictionnaire de Physiologie de RICHET.

ment au tendon du muscle. Il y a double levier et par conséquent double amplification ; la première est produite par le moignon de la jambe, la deuxième par le levier myographe. C'est exactement la même disposition que celle employée par M. le professeur RICHET dans ses recherches sur les muscles de la pince de l'écrevisse.

D'après ce qui précède, on voit qu'évidemment plus on laissera de longueur au moignon, plus le graphique sera ample. Pour que l'on puisse comparer facilement entre eux nos graphiques, nous avons sectionné pour toutes nos expériences la jambe à deux millimètres de l'articulation ; on ne peut guère le faire plus près sans craindre de désinsérer le tendon extenseur ; en conservant un moignon plus long, les graphiques ont trop d'amplitude ; la plume quitte le cylindre et les tracés sont déformés.

Nous avons également adopté une longueur de fil de platine toujours la même pour réunir le moignon au levier. Cette longueur a toujours été de deux centimètres et demi ; c'est la moindre que l'on puisse avoir avec notre instrument. Ce peu de longueur permet d'éviter les vibrations transversales qui peuvent se produire avec un fil plus long. Ces vibrations sont très gênantes ; car lorsqu'elles existent, les mouvements rapides du muscle ne se transmettent plus tous au levier, ainsi que l'a démontré ADDUCO (1). Avec un fil de platine iridié de $1/50^e$ de millimètre de diamètre et de 1c.5 de longueur, tous les mouvements même très rapides (50 à 100 par seconde) sont transmis fidèlement au levier ainsi qu'on peut le voir dans le graphique ci-contre (fig. 1).

(1) VITTORIO-ADDUCO. Contribution à l'étude du tétanos des muscles striés. (*Arch. Ital. de Biologie*, 1886.)

Le fil venant du myographe était fixé à une des branches d'un diapason donnant cent vibrations doubles par

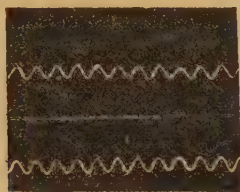


Figure 1.

seconde. Le tracé supérieur est donné par le levier myographe ; le tracé inférieur est le tracé du chronographe commandé électriquement par le diapason ; on voit que les deux tracés sont absolument identiques.

CHAPITRE III

Secousse musculaire simple

Chez l'insecte comme chez les autres animaux, on peut provoquer des contractions musculaires à l'aide d'agents artificiels tels que les agents mécaniques (piqûres, coupures), les agents thermiques, les agents chimiques. C'est ainsi que l'on observe une contraction dans la patte de la sauterelle au moment où l'on enfonce dans le muscle les fils de platine qui servent à l'exciter électriquement dans notre appareil. Nous avons adopté en effet comme excitant l'excitant électrique; c'est le seul que l'on puisse choisir dans des expériences de ce genre, étant donnée la facilité avec laquelle on peut répéter les excitations, les graduer et les mesurer. On peut l'employer de diverses façons; nous nous sommes servi pour produire la secousse simple, soit du courant galvanique, soit d'une bobine d'induction, soit des décharges d'un condensateur.

Les différentes particularités que présente à étudier la secousse musculaire simple étant modifiées par divers facteurs tels que le poids qui tend le muscle, la fatigue, l'intensité de l'excitation, la température, nous donnerons d'abord la description de la secousse simple *normale*.

Nous désignons ainsi une secousse musculaire simple

produite par un muscle frais, provenant d'un insecte capturé depuis peu de temps, à la température du laboratoire, tendu par un poids faible de 1 gr. à 1 gr. 50 et recevant une excitation électrique d'intensité moyenne, c'est-à-dire une excitation telle que le muscle ne donne qu'une seule contraction soit à la fermeture, soit à la rupture.

Que l'on se serve de courants continus, de courants induits ou de décharges d'un condensateur, la forme et la durée de la secousse ont toujours été les mêmes ; il n'y a pas par conséquent à tenir compte de ce facteur.

Disons cependant, puisque nous avons parlé de l'excitation par courant continu, que la secousse a lieu dans ce cas à la fermeture, lorsque le courant est descendant, à l'ouverture lorsqu'il est ascendant.

Les graphiques de secousse musculaire simple ont été pris presque tous à la vitesse maximum du cylindre de MAREY, c'est-à-dire le cylindre faisant 40 tours à la minute. Quand la vitesse aura été différente, cette modification sera indiquée sur la légende du graphique. Au-dessous du tracé du myographe se trouve le tracé de l'excitation donné par un signal de Marcel DEPREZ ; entre les deux, un tracé de diapason donnant cent vibrations doubles à la seconde.

Les tracés se lisent tous de gauche à droite.

La secousse musculaire simple présente à étudier trois périodes : la *période latente* ou temps perdu du muscle, la *période d'énergie croissante*, la *période d'énergie décroissante*.

1^oPÉRIODE LATENTE.—La période latente a déjà été étudiée chez quelques invertébrés par différents auteurs.

RICHET (1) donne pour l'écrevisse une durée de période latente de 0"008 en moyenne, chez le limaçon 0"15. H. DE VARIGNY (2), qui a étudié la contraction chez un certain nombre d'invertébrés marins, donne pour leur période latente une moyenne de $2/60^{\circ}$ de seconde. Il est vrai que, de l'avis de l'auteur lui-même, ce chiffre est trop fort, ses expériences ayant toutes été faites en hiver avec des poids assez lourds.

PATRIZI (3) donne comme valeur du temps perdu chez le *Bombyx mori* 0"04 pour la larve, 0"02 à 0"015 pour la chrysalide. Enfin ROLLET (4) expérimentant chez les insectes *Hydrophilus piceus*, *Lucanus cervus*), a trouvé une période latente de 0"04.

Chez la sauterelle, la période latente est en moyenne de 0"0088 à 0"0092. Il ne nous a pas semblé que la période latente soit beaucoup modifiée suivant que l'on se sert de courant continu ou de choc d'induction. C'est ce que constata déjà MENDELSSOHN (5) chez la grenouille. Peut-être y aurait-il cependant, comme l'indiquent DE BEZOLD et RICHET (6), une très légère augmentation de la période latente lorsque l'on emploie le courant continu; mais cette différence est à peine appréciable chez la sauterelle.

2° PÉRIODE D'ÉNERGIE CROISSANTE, — La période d'éner-

(1) RICHET. Physiologie des muscles et des nerfs, 1882.

(2) DE VARIGNY. Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les invertébrés. Th. de la F. des Sc. Paris, 1886.

(3) PATRIZI. Sur la contraction des muscles striés et sur les mouvements du *Bombyx mori* (*Archives italiennes de Biologie*, 1893, p. 177).

(4) ROLLET. Beitrag zur Phys. der Muskeln. Denkschriften der Math. Naturwiss. Classen der Kais. Ak. d. d. Wiss. zu Wien, vol. LIII, p. 50.

(5) MENDELSSOHN. Recherches sur l'excitation latente du gastrocnémien, travaux du laboratoire de Marey.

(6) RICHET. Muscles et nerfs, pp. 60 et 66.

gie croissante a été trouvée en moyenne de 5 à 6 centièmes de seconde. Ces chiffres ne signifient d'ailleurs pas grand'chose, car la durée de la période d'ascension et de la période de descente est extrêmement variable. Il est plus intéressant d'étudier comment ces différents temps sont modifiés par le poids, l'intensité, etc.

On peut voir de suite, en faisant la petite construction géométrique indiquée par RICHET (1), que la vitesse est, pendant la première moitié de la période d'ascension,

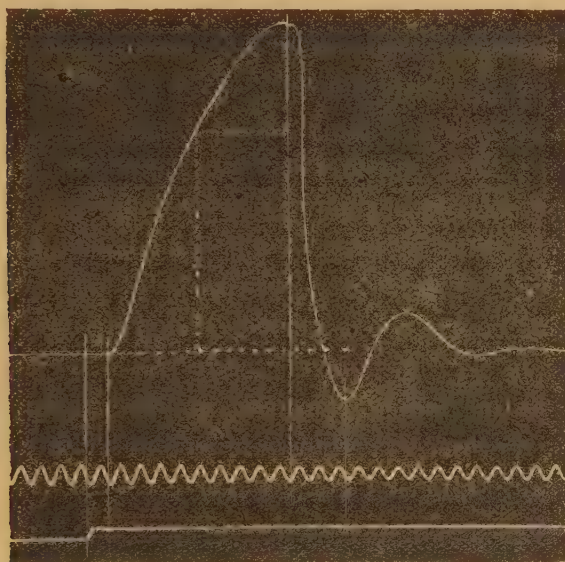


Figure 2.

deux fois plus considérable que pendant la deuxième moitié. La contraction est donc extrêmement rapide au début, puis la vitesse diminue de plus en plus jusqu'à devenir nulle; à ce moment commence la troisième pé-

(1) RICHET. *Muscles et nerfs*, p. 66.

riode de la contraction ou période d'énergie décroissante.

3° PÉRIODE D'ÉNERGIE DÉCROISSANTE.— La fin de cette période est assez difficile à déterminer, étant donné que, par suite de l'élasticité du muscle, le levier descend au-dessous de la ligne de 0, puis remonte, décrivant ainsi un certain nombre d'oscillations après que la contraction est terminée. Pour déterminer la longueur de la période de descente, nous avons prolongé par une ligne pointillée la ligne de 0 et nous avons admis que la troisième période de la contraction se termine à ce point où la courbe de descente coupe cette ligne.

Cette période a quelque chose de particulier chez la sauterelle. Alors que chez les autres animaux (grenouille, écrevisse, etc.) la période d'énergie décroissante est plus longue ou tout au moins égale à la période d'énergie croissante, nous l'avons trouvée, pour des poids faibles, constamment plus courte que la période d'énergie croissante. Il semble que chez la sauterelle cette troisième période est à peine une période d'énergie et que le graphique de la descente représente presque uniquement la chute des poids du plateau. Cette troisième période est en moyenne de trois centièmes de seconde.

En somme, on voit que chez la sauterelle, dans les conditions indiquées au commencement de ce chapitre, la secousse musculaire simple a une durée moyenne totale de dix centièmes de seconde.

CHAPITRE IV

Influence du Poids Tenseur sur la Forme, la Durée et l'Amplitude de la Secousse Musculaire Simple.

Le poids qui tend le muscle est un des facteurs qui modifient le plus la secousse musculaire au point de vue de sa hauteur, de sa forme et de sa durée. Ce fait est admis actuellement, bien que FICK ait soutenu que, dans des limites très étendues, la forme de la secousse était indépendante de la tension du muscle. M. CASH (1), qui a fait des recherches analogues, était arrivé à la même conclusion que FICK. D'après cet auteur : « Chaque muscle a une réaction spéciale et une courbe myographique particulière, de sorte que si l'on prend la forme de la secousse musculaire que donnent les différents muscles de la grenouille, on a pour chaque muscle une courbe différente(2). » Cette courbe caractéristique d'un muscle particulier n'est pas modifiée dans sa forme, d'après lui, malgré que la tension produite par un poids fort en diminue la durée et la hauteur.

Cette opinion ne peut être admise que sous de grandes réserves ; peut-être y a-t-il certains muscles qui donnent la même forme de courbe, le poids variant dans de certai-

(1) CASH. *Archiv fur Physiologie*. Supplément 1880, pp. 147 à 160.

(2) RICHET, *Muscles et nerfs*, p. 85.

nes limites ; mais pour le muscle qui nous occupe la chose est bien évidente. La courbe de la secousse simple est modifiée dans sa forme aussi bien que dans son amplitude et sa durée. Tels sont en effet les trois éléments caractéristiques de la secousse musculaire simple qu'il nous faut étudier maintenant pour voir en quoi ils sont modifiés sous l'influence d'un poids graduellement croissant.

Dans ces expériences, nous nous sommes servi de la disposition générale indiquée au commencement de ce travail. Le fil portant les poids venait s'attacher sur le levier, au même point que celui venant du muscle ; ce dernier était fixé à l'extrémité d'un moignon de deux millimètres de long. Par conséquent, le poids réel soulevé par le muscle n'est pas celui placé dans le plateau. Il était impossible de connaître le rapport existant entre le poids réel soulevé par le muscle et le poids nominal placé dans le plateau ; tout ce que l'on peut savoir c'est que le poids réel est bien supérieur à ce dernier. D'ailleurs, la connaissance du poids réel soulevé par le muscle n'a pas grand intérêt ici. Il est évident en effet que, les conditions expérimentales ne changeant pas pour chaque expérience, le rapport de ces deux poids varie dans les mêmes proportions.

Ce qui frappe tout d'abord lorsqu'on examine une série de tracés de secousses musculaires simples dans laquelle on a graduellement augmenté le poids comme dans la planche III, ce sont les modifications considérables de la hauteur de la secousse.

Il existe des muscles chez lesquels, lorsqu'on augmente le poids, on voit la secousse croître en hauteur jusqu'à

une certaine limite ; à partir de ce moment, la hauteur diminue tantôt régulièrement tantôt d'une façon très irrégulière. Dans ce cas, observé par MAREY et bien étudié par POMPILIAN (1), il y aurait un poids optimum pour lequel la hauteur de la secousse serait maximale.

Nous n'avons pas retrouvé ce phénomène chez la sauterelle ; quel que soit le poids, la hauteur de la secousse diminue avec lui. Cette diminution se fait régulièrement comme on le voit dans la planche III, sans que l'on trouve dans cette période de diminution des secousses irrégulières et plus hautes.

Bien que dans les graphiques que nous avons obtenus la diminution de la hauteur semble, à première vue, se faire d'une façon très régulière, nous n'avons pas trouvé en mesurant exactement les différentes hauteurs, un rapport entre le poids qui tend le muscle et la hauteur de la contraction.

Lorsqu'on augmente le poids, la hauteur diminue d'abord très rapidement, puis baisse plus lentement. Ainsi dans le graphique de la planche III, on voit la hauteur diminuer d'une façon considérable par l'adjonction de 0 gr.50 ; puis à partir de cinq grammes on a ajouté dans le plateau des poids d'un gramme et la hauteur n'a pas paru diminuer dans une proportion bien supérieure à celle que l'on observait jusque-là.

La durée totale de la secousse simple est également modifiée sous l'influence d'un poids graduellement croissant. Cette durée diminue sans qu'il y ait un rapport mathématique entre le poids et la durée. Elle diminue d'ail-

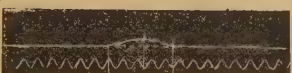
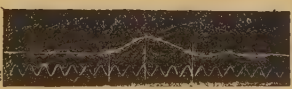
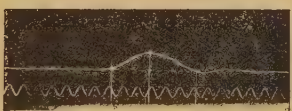
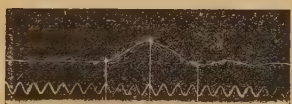
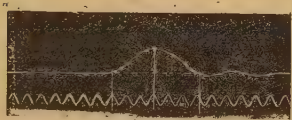
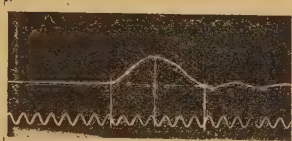
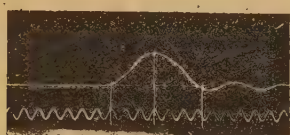
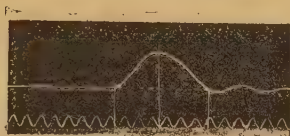
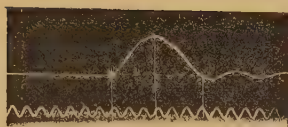
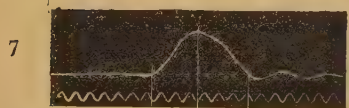
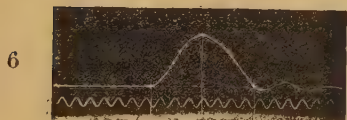
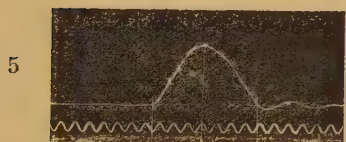
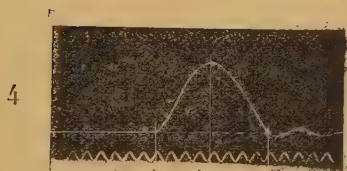
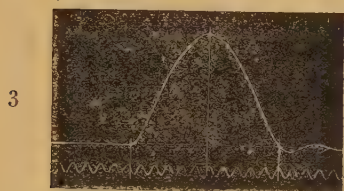
(1) POMPILIAN. La contraction musculaire et les transformations de l'énergie, p. 82.

PLANCHE III

Influence du poids tenseur sur la forme, la durée et l'amplitude de la secousse musculaire simple.

L'excitation était produite au moyen de la bobine d'induction et était juste suffisante pour donner une contraction à l'ouverture. Le cylindre faisait 40 tours à la minute. Le poids est graduellement croissant de 0 gr. 50 à 15 gr.

n° 1.....	0 gr. 50	n° 9.....	4 gr. 50
n° 2.....	1 gr.	n° 10.....	5 gr.
n° 3.....	1 gr. 50	n° 11.....	6 gr.
n° 4.....	2 gr.	n° 12.....	7 gr.
n° 5.....	2 gr. 50	n° 13.....	8 gr.
n° 6.....	3 gr.	n° 14.....	9 gr.
n° 7.....	3 gr. 50	n° 15.....	10 gr.
n° 8.....	4 gr.	n° 16.....	15 gr.



leurs dans des proportions moindres que la hauteur de la secousse. Ainsi, dans le graphique ci-joint (pl. III), on la voit rester à peu près stationnaire du poids 3 gr. 50 à 10 grammes.

Mais ce qui est plus intéressant à étudier, ce sont les modifications subies par la forme de la secousse, c'est-à-dire le rapport des durées des périodes d'ascension et de descente.

Voici ce que l'on observe sur les muscles de l'écrevisse : si le poids qui tend le muscle est très faible, le muscle après sa contraction ne redescend pas à la ligne qui indique son point de départ ; la déconcentration se fait extrêmement lentement. Si on augmente le poids, cette période de relâchement très lent se trouve complètement masquée : « Supposons maintenant qu'un poids de plus en plus lourd tende le muscle ; deux phénomènes connexes vont se produire. D'une part, la descente sera de plus en plus rapide ; d'autre part l'ascension sera de plus en plus longue. On pourra ainsi arriver à des formes de secousses telles que la période d'ascension sera plus longue que la période de descente, ce qui est tout à fait contraire à l'état normal (1). »

Or nous avons vu, en étudiant la secousse simple, que cette forme particulière de la secousse simple, dans laquelle la période de descente est plus courte que la période d'ascension, est, chez la sauterelle, la forme normale. Si on augmente le poids, les deux périodes tendent à s'égaliser ; c'est-à-dire que la période d'ascension diminue et la période de descente augmente. Elles deviennent

(1) RICHET. *Muscles et nerfs*, p. 75.

bientôt égales et restent dans cet état pendant assez longtemps ; puis si l'on augmente encore le poids, la période d'énergie décroissante l'emporte en durée sur la période d'énergie croissante. Le phénomène que l'on observe chez l'écrevisse et les autres animaux semble donc complètement renversé chez la sauterelle.

CHAPITRE V

Effets de la Fatigue sur la Secousse Musculaire Simple

Nous avons étudié dans le chapitre précédent les modifications apportées à la courbe de la secousse musculaire par un poids graduellement croissant ; étudions maintenant un facteur non moins important de la déformation de la courbe : la fatigue.

Comme cela est naturel, la fatigue vient d'autant plus vite que le poids à soulever est plus fort ; elle vient également plus vite, sur un muscle séparé du corps de l'animal et privé par conséquent de circulation.

Les modifications apportées à la courbe de la secousse simple par la fatigue portent sur la hauteur et sur la durée de ses périodes. On peut dire d'une façon générale que ce qui, sur les tracés de secousse simple, caractérise la fatigue c'est un aplatissement de la courbe tel que la hauteur de la secousse diminue et que les deux périodes d'ascension et de descente s'allongent, surtout cette dernière.

Pour pouvoir facilement étudier le phénomène de la fatigue, nous avons fait donner au muscle une série de secousses séparées par des intervalles de temps égaux, l'intensité de l'excitation et le poids restant invariables. Dans le graphique de la planche IV, le poids était de deux grammes. Au moyen d'un interrupteur mu par le cylindre lui-

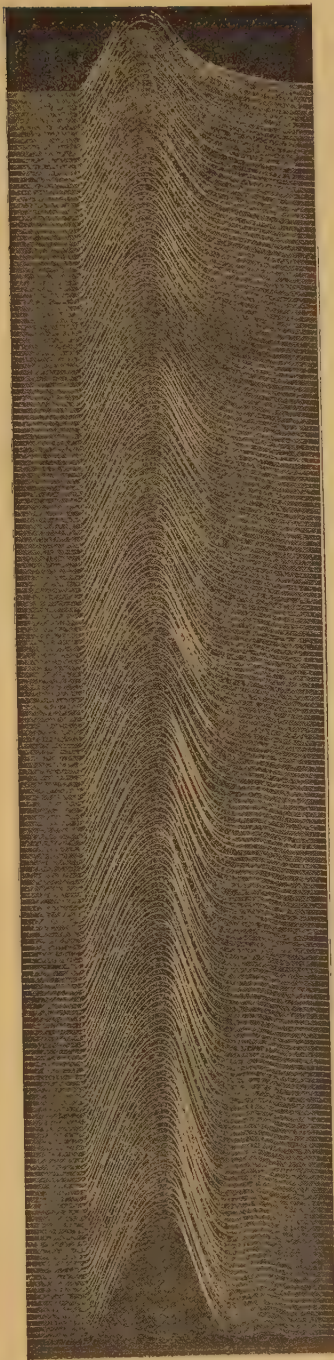
PLANCHE IV

Effets de la fatigue sur la secousse musculaire simple.

Cylindre faisant 40 tours à la minute, une excitation d'ouverture (choc d'induction) par tour au même moment de la rotation du cylindre. Poids tenseur 2 gr. Ces graphiques se lisent de bas en haut et sont la suite l'un de l'autre.



1.



2.

même, nous avons dans cette expérience produit l'excitation toujours sur la même génératrice du cylindre ; et comme l'appareil myographique était entraîné parallèlement au cylindre par le chariot automoteur, les courbes se sont superposées, ce qui en rend la comparaison plus facile. L'excitation avait lieu 40 fois par minute. Ce graphique se lit de bas en haut.

On voit que la fatigue ne se produit pas très vite. La hauteur diminue (cette diminution se voit encore mieux dans le graphique de la planche V), mais pas d'une façon très rapide. Ainsi sur la planche IV, on voit qu'à la fin de l'expérience, c'est-à-dire après 380 excitations, la hauteur n'a guère diminué que de moitié. On voit aussi très bien sur ce graphique les modifications apportées par la fatigue aux différentes périodes de la secousse.

Les deux périodes d'ascension et de descente, inégales normalement chez la sauterelle, semblent s'égaliser de plus en plus, à mesure qu'arrive la fatigue ; mais cela n'est qu'une apparence. Il y a, il est vrai, un instant où les deux périodes sont égales, puisque, tandis que la période d'ascension diminue, la période de descente augmente ; mais très rapidement cette dernière l'emporte sur la période d'ascension et ce qui fait persister cet aspect de l'égalité des deux périodes, c'est que la décontraction du muscle fatigué se fait en deux temps très nets. Pendant la première partie de la descente, la décontraction est très brusque ; pendant la deuxième, elle devient extrêmement lente, tellement lente qu'il est très difficile de déterminer le moment où le muscle est revenu complètement à sa position primitive.

Il y a donc, somme toute, comme chez les autres ani-

PLANCHE V

PREMIÈRE PARTIE

GRAPHIQUE n° 1. — Affaiblissement progressif jusqu'à disparition complète de la contractilité.

Secousses simples par chocs d'induction égaux et rythmés à raison de 80 par minute. — Cylindre faisant 1 tour à la minute. — Poids tenseur 5 grammes.

Secousses non interrompues jusqu'à l'épuisement $3\frac{1}{4}$ tours $\times$ 80 = 2720 secousses.

DEUXIÈME PARTIE

Retour de la contractilité par le repos.

GRAPHIQUE n° 2. — Après un repos de 5 minutes.

— n° 3. — Après un nouveau repos de 5 minutes.

— n° 4. — id.

— n° 5. — id.

— n° 6. — id.

— n° 7. — id.

— n° 8. — Après un repos de 20 minutes.

— n° 9. — Après un nouveau repos de 20 minutes.

— n° 10. — Après un repos d'une heure, le muscle ne donnant plus de secousse simple répond encore à quelques excitations téтанisantes.

L'expérience a duré 3 heures. — Il y a eu $44 \times 80 = 3520$ chocs d'induction, plus les excitations téтанisantes.



1



2



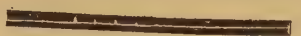
3



4



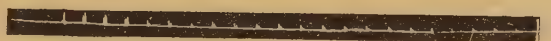
5



6



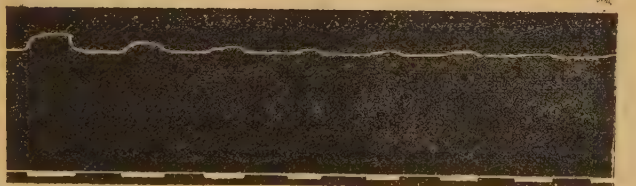
7



8



9



10

maux une augmentation de la durée totale de la secousse, augmentation due principalement à la lenteur de la décontraction du muscle.

Le graphique de la planche V fait voir encore mieux que le précédent la grande résistance à la fatigue du muscle que nous étudions. Dans cette expérience, le cylindre tournait lentement (1 tour à la minute); le muscle tendu par un poids de 5 grammes recevait des chocs d'induction à raison de 80 à la minute. On voit que l'épuisement complet n'est arrivé qu'au bout du 30^e tour; c'est-à-dire après une demi-heure d'expérience, temps pendant lequel le muscle a reçu 2400 excitations et répondu par 2400 contractions simples.

Ce graphique montre de plus la facilité avec laquelle se répare le muscle. En effet, en laissant reposer le muscle de temps en temps pendant quelques minutes, on pouvait faire renaître la contractilité et on a réussi à prolonger ainsi l'expérience pendant plus d'une heure. Enfin les secousses simples ayant complètement disparu, le muscle a pu encore, après un repos d'une heure, donner quelques courbes tétaniques.

Qu'est-ce qui produit cette réparation de la fatigue dans le muscle épuisé? On a donné bien des explications à ce phénomène; mais on ne connaît pas encore absolument la vérité sur ce point.

S'appuyant sur ce fait que la fatigue arrive plus vite sur un muscle privé de circulation, on a fait jouer un rôle très important soit à l'enlèvement par le courant sanguin de matériaux de déchet qui gênent le libre fonctionnement de la cellule musculaire, soit à l'apport par ce même courant de l'oxygène nécessaire, d'après certains auteurs, à la

contraction du muscle. Si l'on admettait cette dernière explication, on pourrait faire remarquer la richesse du réseau et la grosseur des trachées qui sillonnent le muscle de la patte de la sauterelle et qui doivent apporter à la fibre musculaire une quantité énorme d'oxygène.

CHAPITRE VI

Influence de l'Intensité de l'Excitation sur la Forme, la Durée et l'Amplitude de la Se- cousse Musculaire Simple.

Comme le poids et la fatigue, l'intensité de l'excitation appliquée au muscle modifie les différentes phases de sa contraction. FICK a étudié d'une façon très complète les rapports qui existent entre l'intensité de l'excitation et la hauteur de la secousse donnée par le muscle.

D'après cet auteur, si on applique des excitations électriques graduellement croissantes à un muscle tendu toujours par le même poids, on obtient une série de secousses de plus en plus hautes jusqu'à ce que l'on soit arrivé à un maximum de hauteur que la secousse ne dépasse plus, quelle que soit l'intensité de l'excitation.

On appelle *secousses sous-maximales* les secousses graduellement croissantes, et *excitations sous-maximales* les excitations qui les ont produites, *secousses maximales* les secousses dont la hauteur ne croit plus. Parfois, dans le groupe des secousses maximales se trouvent une ou deux secousses plus hautes auxquelles FICK donna le nom de *secousses supermaximales* et qu'il attribua à des irrégularités dans la marche de l'appareil interrupteur (1). Cette

(1) Nous avons observé plusieurs fois chez la sauterelle ces secousses su-

PLANCHE VI

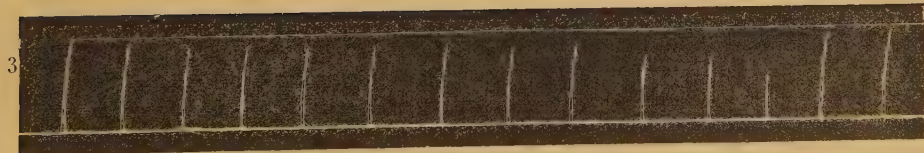
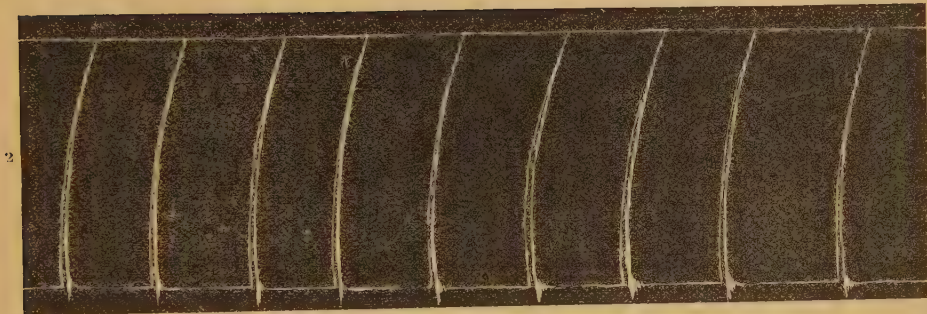
Influence d'excitations croissantes sur la hauteur de la secousse simple.

Cylindre faisant un tour à la minute. — Excitations toutes les minutes, poids tenseur 2 grammes.

N° 1. — Il y a quelques secousses sous-maximales.

N° 2. — Les secousses sont maximales d'emblée et restent maximales.

N° 3. — La hauteur de la secousse diminue lorsqu'on augmente l'intensité de l'excitation.



hypothèse n'est pas vérifiée et actuellement encore on ne connaît pas d'explication satisfaisante à donner à ces secousses erratiques.

Chez certains muscles, comme le muscle de la pince de l'écrevisse étudié à ce point de vue par RICHET, le gastro-cnémien du cobaye étudié par POMPILIAN, l'échelle des secousses sous-maximales est assez grande ; c'est-à-dire qu'il existe toute une série de secousses croissant avec l'intensité de l'excitation ; mais chez d'autres muscles, comme le gastrocnémien de la grenouille, on trouve un nombre très limité de secousses sous-maximales ; parfois même la secousse est maximale d'emblée, ce qui avait fait dire à FICK qu'une excitation donne soit une secousse maximale, soit rien du tout. Cette affirmation, vraie pour certains muscles, ne peut plus être généralisée aujourd'hui. Elle peut cependant en partie s'appliquer au muscle de la patte de la sauterelle pour lequel nous n'avons observé qu'assez rarement les secousses sous-maximales.

Dans ses expériences, FICK produisait des excitations, le cylindre étant immobile, de sorte que le levier myographe traçait une ligne simple dont la longueur indiquait la hauteur de la secousse. Le cylindre était déplacé pour chaque graphique d'une petite quantité, de façon à pouvoir juxtaposer les secousses et comparer leurs différentes hauteurs.

Nous nous sommes servi soit de la méthode de FICK, soit d'une méthode à peu près semblable ; dans ce dernier cas, le cylindre tournait, mais avec une vitesse si faible (1 tour à la minute) que le graphique de la secousse est presque

permaximales, telles que les ont décrites FICK et LAMANSKY (cité par HERMANN, *Handbuch der Physiologie*, t. 1, p. 108).

réduit à une ligne comme ceux qu'obtenait FICK. Pour que les phénomènes dus à la fatigue ne viennent pas altérer nos tracés, nous avons toujours mis entre les excitations un intervalle de repos d'une minute, temps bien suffisant pour la réparation du muscle. Le muscle était tendu par un poids de 1 à 2 grammes et les excitations étaient produites par la décharge d'un condensateur. L'intensité de l'excitation pouvait être modifiée, en faisant varier le voltage de charge du condensateur, au moyen d'un rhéocorde, suivant la disposition adoptée d'ordinaire pour les excitations à l'aide de cet appareil.

Si on fait croître graduellement l'intensité, on peut observer, assez rarement il est vrai, un certain nombre de secousses très petites et ayant sensiblement la même hauteur, puis brusquement une secousse beaucoup plus haute qui est une secousse maximale; en effet, la hauteur des secousses suivantes n'augmente pas, bien que l'on augmente l'intensité (graphique 1, pl. VI).

Dans ce cas, il y a bien des secousses sous-maximales; mais elles ont toutes la même hauteur et l'on saute brusquement de cette dimension à la secousse maximale. C'est un peu ce qui se passe chez la grenouille; mais chez elle, le phénomène est moins marqué.

D'autres fois, les secousses sont maximales d'emblée et restent maximales, malgré l'augmentation de l'excitation (graphique 2, pl. VI).

Enfin, et c'est là, nous a-t-il semblé, chez la sauterelle le cas le plus commun: en augmentant l'intensité, au lieu d'observer une augmentation de la hauteur de la secousse, on observe une diminution (graphique 3, pl. VI).

Peut-être pourrait-on croire que cette diminution dans

la hauteur de la secousse est due à la fatigue. A première vue on peut dire que cela est bien peu probable ; on sait en effet combien la fatigue est lente à venir dans le muscle extenseur de la patte, lorsqu'il est soumis à des excitations simples et assez éloignées. Mais pour nous assurer d'une façon certaine que ce phénomène n'était pas un effet de la fatigue du muscle, nous avons refait l'expérience en sens inverse ; c'est-à dire qu'ayant augmenté l'intensité et constaté une diminution dans la hauteur de la secousse, nous avons diminué l'intensité ; or nous avons constaté que, dans ces conditions, la hauteur de la secousse augmente ; c'est ce que montre le graphique de la figure 3 ; on y voit très bien cette variation de la hauteur en raison inverse de l'intensité de l'excitation.

Il semblerait donc qu'il y eût pour le muscle extenseur

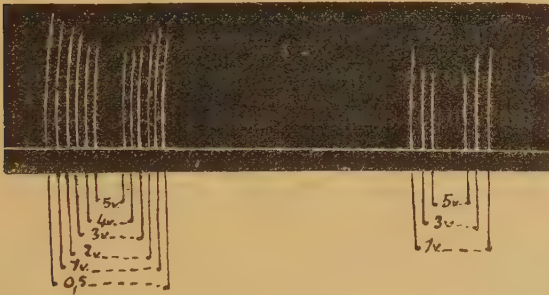


Figure 3.

un optimum d'intensité ; que le muscle serait pour ainsi dire accordé pour une certaine intensité d'excitation. Cet optimum se trouve chez la sauterelle très près et même parfois exactement au seuil de l'excitation, puisque quel-

quefois il n'y a pas de secousse sous-maximale et que, dès que la secousse maximale est obtenue, la hauteur diminue lorsqu'on augmente l'excitation.

Ce phénomène étrange n'est d'ailleurs pas particulier à la sauterelle ; il a déjà été signalé par POMPILIAN chez la tortue, la grenouille et le cobaye (1); il n'a pas encore reçu d'explication.

Les variations dans l'intensité de l'excitation n'agissent pas seulement sur la hauteur de la secousse musculaire ; elles font varier aussi les trois périodes de la contraction ainsi que sa durée totale.

Nous ferons remarquer d'ailleurs que l'on peut considérer la hauteur du tracé de la secousse musculaire simple comme la représentation graphique de l'excitabilité du muscle. Par suite, lorsque cette excitabilité et par conséquent cette hauteur varieront, les différentes périodes de la contraction varieront également et ces variations seront étroitement liées à celle de la hauteur.

Or, comme lorsqu'on augmente l'excitation la hauteur de la secousse peut, chez la sauterelle, se comporter de trois façons différentes, nous aurons à étudier pour la variation de la durée des différentes périodes trois cas : 1° la hauteur va en croissant jusqu'aux secousses maximales ; — 2° les secousses sont maximales d'emblée et restent maximales ; — 3° la hauteur diminue, en augmentant l'excitation.

1° *La hauteur augmente avec l'excitation.* — Il y a des secousses sous-maximales, comme chez l'écrevisse, la gre-

(1) POMPILIAN, La contraction musculaire et les transformations de l'énergie. Thèse de Paris 1897.

nouille ou le cobaye. Voici ce qui se passe chez l'écrevisse lorsqu'on augmente l'intensité de l'excitation. La période latente devient plus petite et la période d'énergie croissante diminue, tandis que la période d'énergie décroissante augmente ; c'est cette dernière surtout dont la durée est la plus modifiée, ainsi que l'a montré Ch. RICHET.

Nous n'avons pas étudié ce que devenait la période latente dans ce cas ; mais il est bien probable qu'elle diminue comme chez les autres animaux.

Quant aux modifications de la durée respective des deux autres périodes, on trouve ici, comme dans le chapitre précédent, un fait tout contraire, chez la sauterelle, à ce qui se passe chez les animaux ordinairement étudiés. En effet, au début, avec des excitations faibles, la hauteur de la secousse est petite et la durée des deux périodes d'ascension et de descente est sensiblement la même ; lorsqu'on augmente l'excitation, on voit le tracé prendre son type normal, c'est-à-dire que la période d'ascension l'emporte de plus en plus sur la période de descente. La durée totale de la secousse est augmentée.

Mais ces modifications s'arrêtent dès que la hauteur devient fixe ; on n'observe donc de modifications dans les durées de la secousse que pendant très peu de temps puisque, chez la sauterelle, il n'y a que très peu de secousses sous-maximales.

2° *La hauteur est maximale d'emblée et reste maximale.*

— D'après ce que nous venons de dire, il est évident que, dans ce cas, la durée totale et la forme de la secousse ne changent pas, quelle que soit l'intensité de l'excitation.

3° *La hauteur diminue lorsqu'on augmente l'excitation..*

— Si, comme nous l'avons dit plus haut, la durée des différentes périodes est étroitement liée à l'excitabilité du muscle et par conséquent à la hauteur du tracé de la secousse, on doit trouver ici le contraire de ce qui se passe avec les muscles dont la secousse croît en hauteur lorsqu'on augmente l'excitation; la période latente doit augmenter et la durée totale de la secousse diminuer lorsqu'on augmente l'excitation; c'est en effet ce que nous avons observé et ce que montrent les graphiques de la figure 4.

Pour réaliser ces expériences, nous avons produit l'ex-

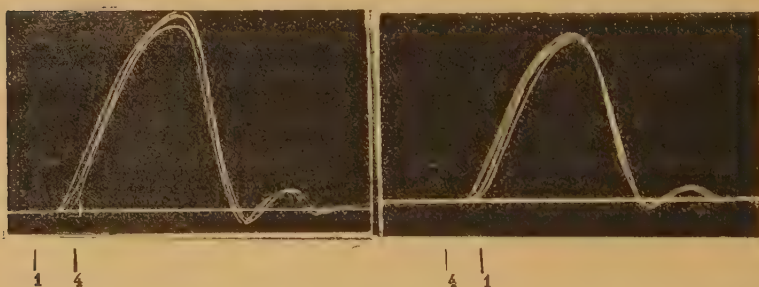


Fig. 4.

citation toujours au même moment, au moyen d'un interrupteur automatique actionné par le cylindre. Le cylindre faisait quarante tours à la minute et les excitations avaient lieu toutes les minutes, pour éviter la fatigue.

Dans ces conditions, l'appareil myographique n'étant pas entraîné par la vis du chariot, les courbes devaient partir toutes du même point. Or, on voit sur les tracés que la courbe n° 4 commence plus tard que la courbe n° 1 (fig. 4), ce qui montre que la période latente augmente avec l'exci-

tation. — On voit aussi que la durée totale de la secousse diminue ainsi que la hauteur.

Pour être bien sûr de ce résultat, nous avons comme plus haut refait l'expérience en sens inverse et nous avons vu que la durée de la période latente diminue lorsqu'on diminue l'intensité de l'excitation ; en même temps la hauteur et la durée totale de la secousse augmentent.

D'après tout ce qui précède, nous ne pouvons nous empêcher de dire que la forme et la durée de la secousse sont étroitement liées, aux variations de la hauteur de la secousse, quel que soit d'ailleurs le facteur qui produit ces variations, poids, intensité de l'excitation, etc. Toutes les fois que la hauteur devient plus petite, la période latente augmente, la durée totale de la secousse diminue, les durées des deux périodes d'ascension et de descente s'égalisent. — Toutes les fois que la hauteur devient plus grande, la période latente diminue, la durée totale de la secousse augmente, les durées des deux périodes d'ascension et de descente deviennent inégales, la première l'emportant sur la seconde.

CONTRACTURE

Lorsque l'on excite un muscle par un courant galvanique ou faradique de très forte intensité, voici ce qu'on observe : le muscle donne une secousse musculaire simple analogue à une secousse musculaire normale, n'en différant que par la période de descente. La descente est en effet divisée en deux périodes secondaires : une période de relâchement brusque, semblable au commencement de la période de descente de la secousse ordinaire, puis une

deuxième période pendant laquelle le muscle se relâche graduellement et très lentement. La secousse musculaire simple, qui ne durerait que quelques dixièmes de seconde, prend une durée beaucoup plus considérable; chez certains animaux la durée de la secousse peut atteindre alors plusieurs secondes, voire même plusieurs minutes (écrevisse, tortue). RANVIER (1) vit pour la première fois ce phénomène en 1876 chez la grenouille : « On peut, dit-il, dans certaines circonstances, déterminer le tétanos dans le gastrocnémien de la grenouille, à l'aide d'une seule excitation un peu forte. » TIEGEL (2) décrivit presque en même temps le même phénomène. RANVIER lui donna le nom de *tonicité*. RICHEL (3), qui l'observa d'une façon beaucoup plus nette chez l'écrevisse, l'appela *contracture*, nom sous lequel il est connu aujourd'hui. DE VARIGNY (4) l'observa chez les invertébrés dans les muscles striés et dans les muscles lisses, mais surtout dans ceux de ces derniers qui se rapprochent physiologiquement le plus des muscles striés.

Il est très net et extrêmement facile à produire chez la sauterelle, ainsi que le montrent les graphiques ci-joints où l'on voit très bien les deux périodes de relâchement (pl. VII). Parfois même, lorsque le muscle est très frais, il se produit non plus un arrêt pendant le relâchement, mais une ou deux oscillations avec montée et descente de la courbe, ou bien la contracture est précoce, comme l'a fait remarquer RICHEL; elle apparaît avant que le muscle

(1) RANVIER, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire, leçon du 9 mars 1876, p. 199.

(2) TIEGEL. *Pflüger's Archiv*, t. XIII, pp. 71 à 83.

(3) RICHEL. *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, juin 1879.

(4) DE VARIGNY. Thèse de Doctorat F. d. Sc. Paris, 1886.

ait atteint le maximum de son raccourcissement et on voit que les courbes présentent un plateau.

On peut voir sur les graphiques de la planche VII ces différents types de contracture.

La fraîcheur du muscle est une des conditions indispensables pour que la contracture se produise. Il faut qu'il soit très frais, qu'il n'ait pas subi d'excitations antérieures, que l'animal auquel il appartient ne soit pas épuisé par une captivité trop longue.

Le graphique situé au bas de la planche VII indique combien ce phénomène est fugace.

Le muscle était excité par un choc d'induction très fort toutes les deux secondes au moyen d'un métronome interrupteur. Dans les premières secousses, le phénomène est tellement marqué que le muscle n'a pas le temps en deux secondes de revenir à sa ligne de repos et qu'il est surpris par une deuxième excitation avant son relâchement complet. La ligne générale du tracé s'élève donc, donnant ainsi le graphique d'un tétanos très incomplet; mais très rapidement le phénomène devient moins net et au bout d'une demi-minute le muscle ne donne plus que des tracés de secousses simples; le phénomène de la contracture a complètement disparu.

Il y a un phénomène qui se rapproche beaucoup de la contracture; nous voulons parler de l'*onde secondaire*; mais nous ne l'avons jamais observée chez la sauterelle. DE VARIGNY déclare de même dans sa thèse de doctorat qu'il ne l'a jamais observée chez les invertébrés qu'il a étudiés.

PLANCHE VII

Phénomène de la contracture.

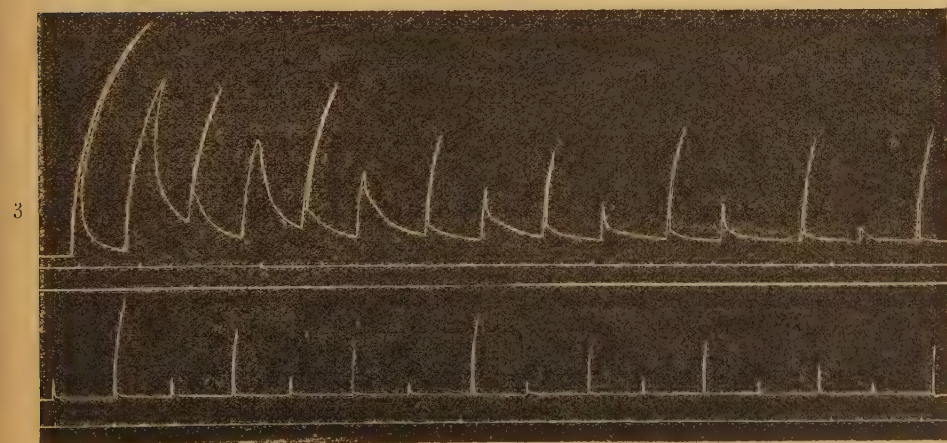
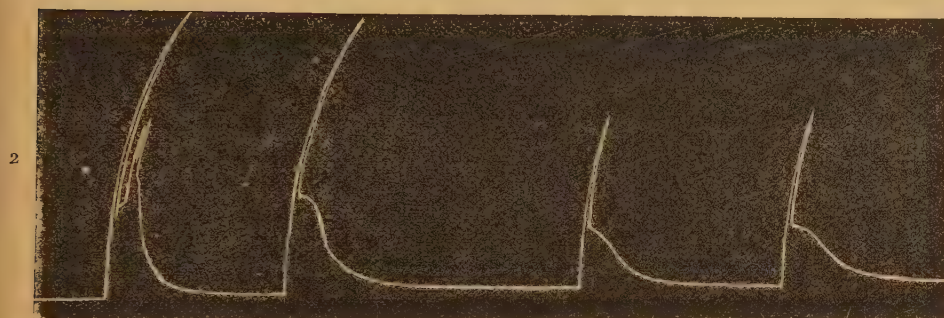
Cylindre faisant 1 tour à la minute. — Poids tenseur 2 gr.

N° 1. — Contracture produite par courant galvanique.

N° 2. — Contracture produite par chocs d'inductions.

N° 3. — Graphique destiné à montrer combien la contracture disparaît vite sous l'influence de la fatigue.

Choc d'induction toutes les deux secondes. — Au-dessous du graphique se trouve un tracé chronographique indiquant les secondes.



CHAPITRE VII

Augmentation de l'Excitabilité du Muscle sous l'Influence d'Excitations Électriques Rapprochées.

Lorsqu'on excite un muscle au moyen d'excitations électriques faibles et suffisamment rapprochées, le poids qui tend le muscle restant toujours le même, on voit l'excitabilité augmenter pendant un certain nombre d'excitations. Cet accroissement de l'excitabilité du muscle se traduit sur le graphique par une augmentation de la hauteur de la secousse, qui finit par atteindre un maximum qu'elle ne dépasse plus.

Ce fait avait passé à peu près inaperçu pour des secousses isolées, lorsque RICHET le signala et fit remarquer (1877) que cette augmentation de l'excitabilité se produisait même alors que l'excitation unique avait une intensité insuffisante pour produire une secousse. Il donna à ce dernier phénomène le nom d'*addition latente*.

On ne l'observe pas chez tous les animaux avec la même facilité. Chez la grenouille; il est assez difficile à produire on l'obtient mieux avec le muscle de la pince de l'écrevisse. DE VARIGNY a constaté qu'il se produit bien chez les *holothuries*, les *crabes*, les *méduses*, les *poulpes*; mais, chez la sauterelle, il se produit avec une facilité remar-

PLANCHE VIII

Graphique montrant l'augmentation d'excitabilité produite par deux excitations suffisamment rapprochées pour que la deuxième surprenne le muscle pendant les différentes périodes de la secousse produite par la 1^{re}.

Cylindre faisant 40 tours à la minute. — Excitation par courant d'induction (fermeture et ouverture), poids tenseur 2 gr

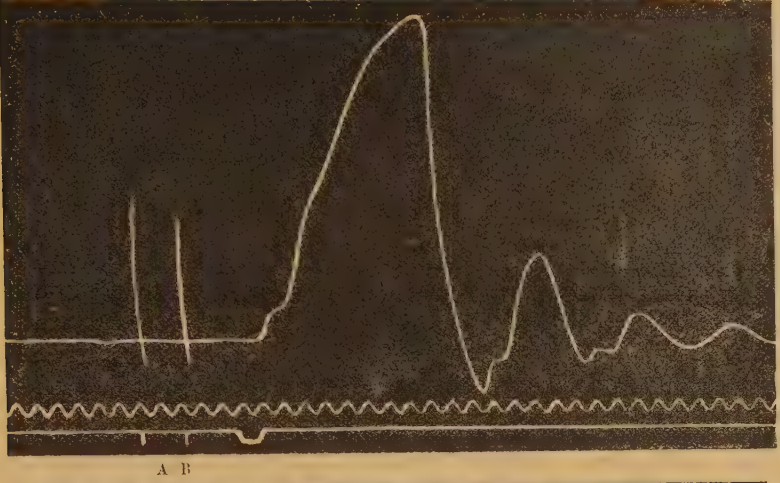
N° 1. — La deuxième excitation arrive tout à fait au début de la période d'énergie croissante.

N° 2. — La deuxième arrive à la fin de la période d'énergie croissante.

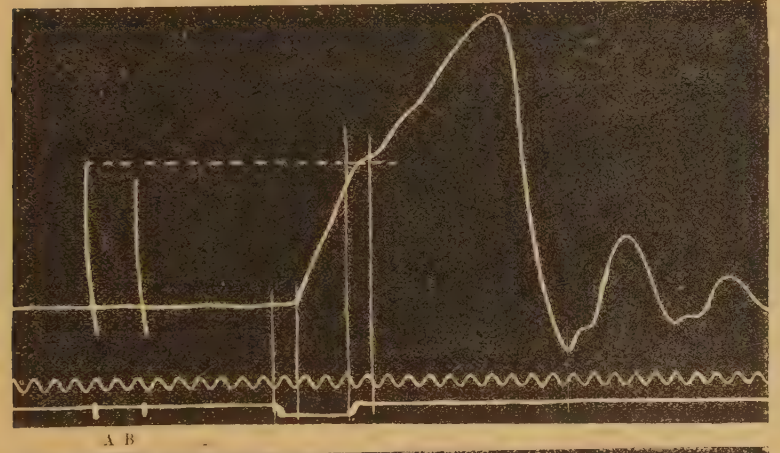
N° 3. — La deuxième arrive pendant la période d'énergie décroissante.

Les deux lignes A et B, qui précèdent les courbes, sont les tracés des deux secousses isolées, le cylindre étant immobile.

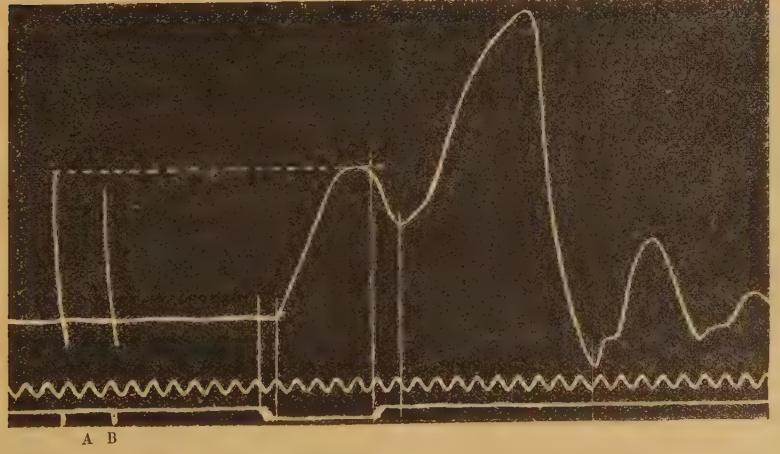
1



2



3



quable. Les graphiques ci-joints (fig. 5 et 6) montrent combien est considérable cette augmentation de l'excitabilité sous l'influence d'excitations électriques précédentes. Dans l'un, on voit d'une façon très nette le phénomène de l'addition latente; une excitation isolée étant insuffisante pour produire dans le muscle une contraction donne une secousse simple lorsqu'on la répète un certain nombre de fois. De même une excitation insuffisante isolée pourrait donner une courbe tétanique, si on la répétait en rapprochant suffisamment les excitations.

L'autre graphique montre l'augmentation de la hauteur

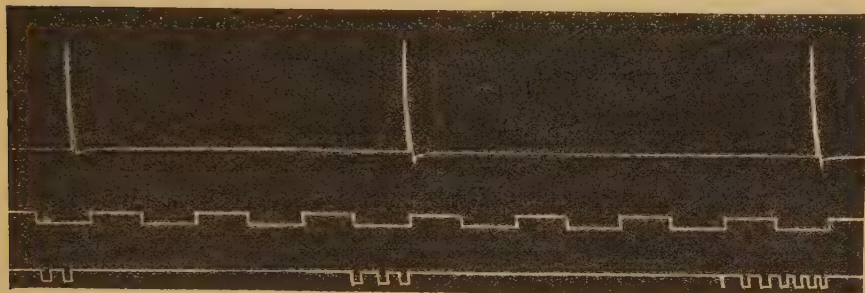


Figure 5.

de la secousse sous l'influence d'excitations égales et assez rapprochées. Nous n'avons pas recherché quel était pour produire ce phénomène le temps optimum qu'il faut intercaler entre deux excitations.

Enfin si l'on se reporte à la planche VIII, on voit que cette augmentation de l'excitabilité du muscle se produit également alors que les excitations sont suffisamment rapprochées pour que l'une surprenne le muscle avant qu'il ait terminé ou même commencé la contraction

produite par la précédente. C'est pourquoi la courbe té-

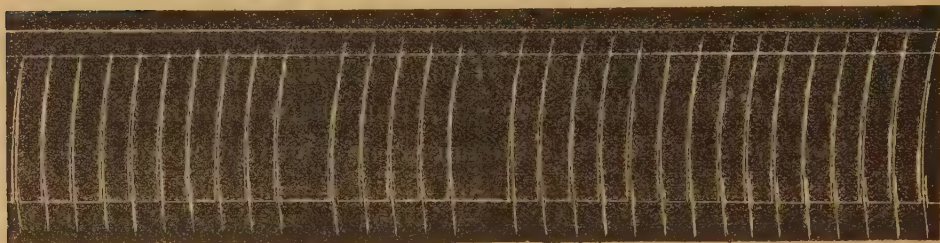


Fig. 6.

tanique est toujours plus haute que la courbe de secousse simple fournie par la même excitation.

Comme on le voit dans les graphiques de la planche VIII, l'augmentation d'excitabilité se produit lorsque la deuxième excitation surprend le muscle pendant la période latente de la première secousse (fig. 1), pendant sa période d'énergie croissante (fig. 2), pendant sa période d'énergie décroissante (fig. 3).

Les deux traits qui, sur ces graphiques, précèdent la courbe de la secousse ont été produits par la contraction du muscle, le cylindre étant immobile, et montrent par conséquent la hauteur de ces deux contractions lorsqu'elles sont isolées. En comparant ces hauteurs avec la hauteur de la secousse totale, lorsqu'elles ont été rapprochées, on se rend très bien compte de l'augmentation d'excitabilité du muscle.

CHAPITRE VIII

Tétanos

Comme on vient de le voir à la fin du chapitre précédent, lorsque deux excitations sont assez rapprochées, l'excitabilité du muscle s'accroît et si la deuxième excitation vient le frapper avant qu'il ait terminé la secousse produite par la première, le muscle ne se relâche pas complètement; il se produit une deuxième secousse, plus élevée que la première.

On peut facilement prévoir que si, au lieu de deux excitations, on en produit, à la suite les unes des autres, toute une série dans ces conditions, la courbe myographique n'aura plus le temps de revenir à sa ligne de repos entre deux excitations; elle restera élevée, indiquant ainsi une contraction soutenue. C'est cette contraction soutenue que l'on appelle *tétanos physiologique*.

Si les excitations ne sont pas trop rapprochées; si, par exemple, la seconde excitation surprend le muscle pendant la période de descente de la courbe produite par la première, le sommet de la courbe tétanique présentera des dentelures formées par les sommets de chaque secousse et répondant par conséquent à chaque excitation. Cette forme de tétanos est dite *tétanos incomplet*.

On comprend que plus les excitations seront rappro-

chées, plus les festons de la courbe seront petits. La ligne ondulée indiquant sur le graphique la contraction permanente du muscle tendra donc, en augmentant le nombre des excitations, à se changer en une ligne droite et lorsque le nombre des excitations sera suffisant, on aura en effet ce que l'on appelle un *tétanos complet* qui se traduira sur le graphique par une ligne parfaitement droite.

Suivant que l'excitabilité du muscle augmentera par les excitations successives ou diminuera par suite de la fatigue, on aura deux types différents de *tétanos* : le *tétanos à type ascendant* et le *tétanos à type descendant*.

Quel nombre d'excitations doit-on donner au muscle pour que les secousses composant le *tétanos* se fusionnent parfaitement et produisent un *tétanos complet* ?

Il est évident que ce nombre est en rapport étroit avec la durée de la secousse. Par conséquent, ce nombre variera avec les espèces animales et avec toutes les conditions expérimentales qui modifient la durée de la secousse simple : poids, température, fatigue, intensité de l'excitation.

Tout dernièrement encore CARVALLO et WEISS montraient dans un travail publié dans le *Journal de physiologie et de pathologie générale* le rôle important que joue ce dernier facteur dans la production du *tétanos complet* chez la grenouille.

Ces auteurs font remarquer que les expériences sur la fusion des secousses et le *tétanos* ont généralement été faites avec la bobine d'induction et que cette technique

(1) CARVALLO et WEISS, Influence de l'intensité et de la fréquence des excitations sur la production du *tétanos* physiologique. (*Journal de Physiologie et de pathologie générale*, 15 mai 1899, p. 443.)

est absolument défectueuse, les bobines donnant deux espèces d'ondes, onde de fermeture et onde d'ouverture, inégales comme intensité. De plus si l'on recherche les rapports entre l'intensité et la fréquence nécessaire pour la production du tétanos complet, il est très difficile de connaître l'intensité employée ; lorsqu'on augmente cette intensité, on ne peut savoir à quel moment les deux ondes deviennent actives. On peut par conséquent, en se servant de cette technique, faire dans l'appréciation du nombre d'excitations nécessaire pour produire le tétanos complet une erreur de moitié.

Il ressort de ceci que l'on doit dans ces recherches abandonner complètement l'emploi de la bobine d'induction et se servir toujours d'un instrument donnant des excitations rigoureusement égales. L'emploi du condensateur introduit en physiologie par M. CHAUVEAU répond à ces desiderata ; il donne des excitations égales et dont il est facile de mesurer l'intensité.

C'est à cet instrument que nous nous sommes adressé pour entreprendre ces recherches sur le tétanos de la sauterelle. Nous avons adopté à peu près le dispositif indiqué par CARVALLO et WEISS dans leur article du *Journal de Physiologie*. Il n'en diffère qu'en ce que nous avons réuni, comme l'a fait CHARBONNEL SALLE, le deuxième pôle de la pile au condensateur, au lieu de le mettre en contact avec le sol. Ce dispositif permet de produire des excitations toujours identiques et de faire aisément varier la valeur et le nombre des excitations. Le condensateur dont nous nous sommes servi avait une

(1) CHARBONNEL SALLE. Excitation électrique des nerfs moteurs et électrotonus. Thèse de Paris 1881.

PLANCHE IX

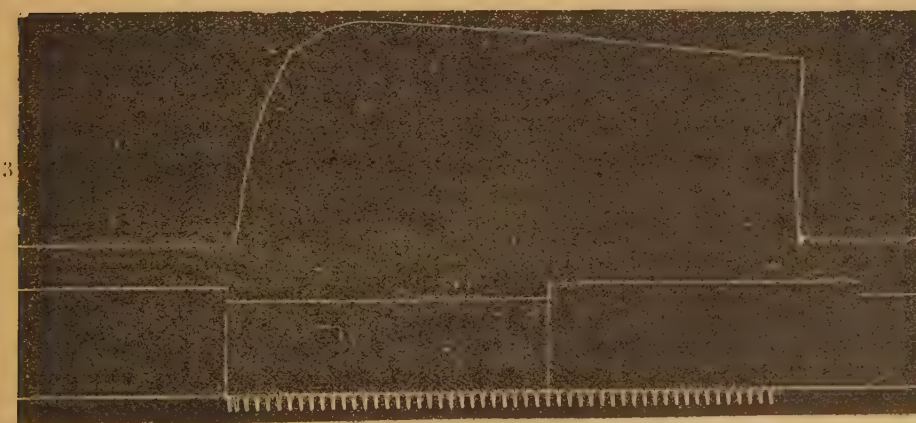
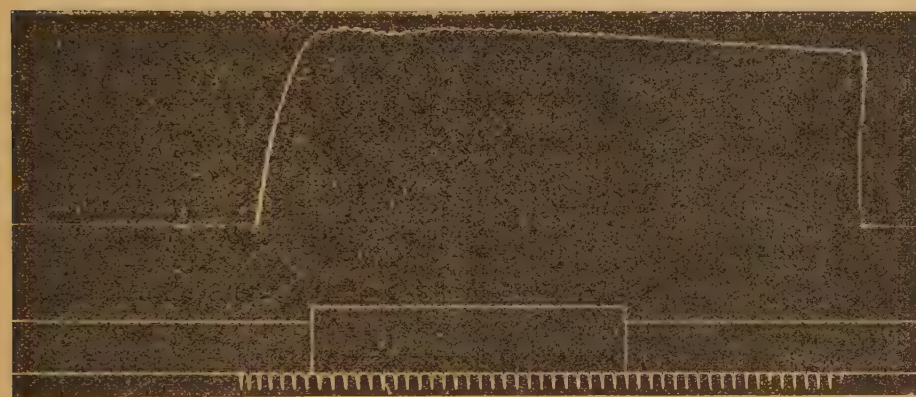
**Tétanos de plus en plus complets obtenus en augmentant
la fréquence des excitations.**

Cylindre, 7 tours à la minute. — Poids tenseur 5 grammes.

N° 1. — 20 excitations à la seconde

N° 2. — 25 excitations à la seconde

N° 3. — 30 excitations à la seconde



capacité constante de un microfarad; le muscle, tendu par un poids de 5 grammes, était excité par la décharge seule.

Dans les ouvrages classiques de physiologie, on a l'habitude de comparer entre eux les différents animaux au point de vue du nombre d'excitations nécessaire pour produire un tétanos complet. Les chiffres donnés ne peuvent être que des chiffres approximatifs, ces nombres variant dans des proportions assez considérables avec les différents facteurs énumérés plus haut. Généralement les expériences qui ont fourni ces chiffres ont été faites avec la bobine d'induction, en se plaçant aux environs du point où l'intensité d'une onde unique suffit pour donner une secousse maximale.

Nous nous sommes servi d'un condensateur et les chiffres que nous donnerons représentent le nombre d'excitations nécessaire pour obtenir un tétanos complet avec des excitations juste suffisantes pour donner, lorsqu'elles sont isolées, une secousse maximale.

On donne dans la plupart des ouvrages de physiologie un chiffre très considérable d'excitations (2 à 300 à la seconde) comme nécessaire pour provoquer le tétanos complet chez l'insecte. On a le très grand tort de ne pas indiquer la plupart du temps chez quel insecte et avec quels muscles ces chiffres ont été obtenus. Ces nombres très élevés sont ceux que trouva MAREY lorsqu'il étudia le vol des insectes (1) et ne se rapportent qu'aux muscles de l'aile de la mouche, du bourdon, de l'abeille, etc...; on ne doit donc pas, comme on le fait trop souvent, les con-

(1) MAREY. Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. *Journal d'anatomie*, t. VI, p. 19, 1869.

sidérer comme caractéristiques des muscles de l'insecte en général. Le muscle de l'aile est en effet un muscle spécialisé en vue d'une fonction toute particulière et a d'ailleurs une structure histologique différente de celle des autres muscles de l'insecte, en particulier des muscles des pattes.

Les recherches entreprises à ce point de vue sur les autres muscles de l'insecte sont très rares; mais celles qui ont été faites ont toutes donné des chiffres beaucoup moins considérables que ceux que nous venons de citer. C'est ainsi que PATRIZI obtient le téтанos complet chez la larve du *Bombyx mori* avec 10 excitations à la seconde, chez la chrysalide avec 30 excitations. DE VARIGNY trouve également qu'en général « le téтанos complet se produit dans les muscles striés des invertébrés avec un nombre d'excitations inférieur à celui qui est nécessaire chez les vertébrés supérieurs ».

Chez le *Decticus verrucivorus*, en nous plaçant dans les conditions indiquées plus haut, c'est-à-dire opérant sur un muscle frais tendu par un poids de 5 grammes, excité par les décharges d'un condensateur d'intensité juste suffisante pour produire une secousse maximale, nous avons trouvé très régulièrement le chiffre de 35 excitations à la seconde comme étant nécessaire pour obtenir un téтанos complet.

CARVALLO et WEISS font observer que l'on peut à volonté produire un téтанos complet avec une fréquence faible et une grande intensité ou une grande fréquence et une faible intensité : autrement dit, si on obtient un téтанos complet avec une fréquence X et une intensité Y, on peut diminuer cette fréquence et augmenter

cette intensité et obtenir encore un tétanos complet.

Nous avons fait ces recherches chez la sauterelle ; mais les résultats obtenus chez cet animal ne concordent pas du tout avec ce que ces auteurs ont trouvé chez la grenouille. La planche X donne un exemple des expériences faites à ce sujet. Ayant obtenu un tétanos complet avec une intensité faible (0 volt. 6) et une fréquence de 35 excitations à la seconde, nous diminuons un peu la fréquence (30 excitations à la seconde), de façon à défusionner légèrement les secousses (graphique n° 1). Conservant alors la même fréquence, nous augmentons l'intensité de l'excitation (nous sommes allé jusqu'à 16 volts 8) espérant ainsi arriver à obtenir de nouveau un tétanos complet. Or, on voit que l'on n'a pu arriver à refaire fusionner les secousses ; bien plus, il semble qu'en augmentant l'intensité, les secousses élémentaires du tétanos deviennent de plus en plus apparentes.

Ce résultat qui peut paraître étrange trouve une explication très naturelle dans la manière dont se comporte la secousse simple pour des excitations d'intensité croissante. Si on se reporte en effet au chapitre VI, on voit que, chez la sauterelle, le plus ordinairement, la hauteur et la durée de la secousse diminuent lorsqu'on augmente l'intensité de l'excitation. Or, si les secousses composant le tétanos sont moins longues, elles doivent fusionner plus difficilement.

Si, au lieu de faire varier d'abord l'intensité, on fait varier la fréquence dans de très grandes proportions, on voit que toutes les fois que l'on augmente le nombre des excitations, on doit également augmenter leur intensité pour obtenir une réponse du muscle. La planche XI donne

PLANCHE X

Influence de l'intensité de l'excitation, la fréquence restant la même.

Cylindre 7 tours à la minute. — Poids tenseur 5 grammes.

N° 1. — 30 excitations à la seconde, volt. 0,6

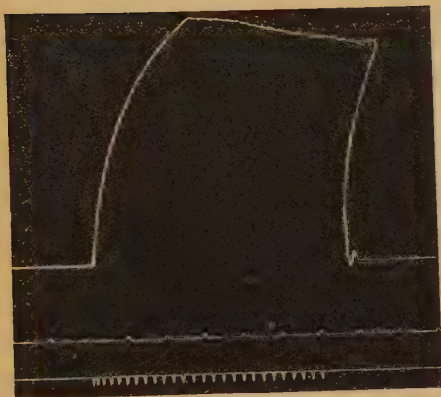
N° 2. — 30 excitations à la seconde, volt. 3.

N° 3. — 30 excitations à la seconde, volt. 11,2.

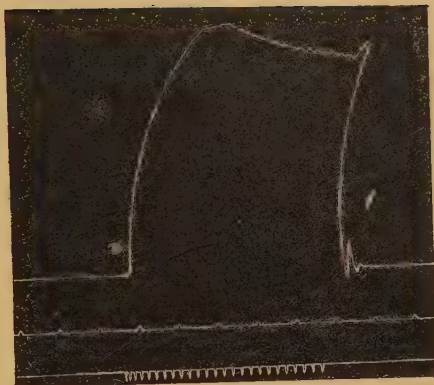
N° 4. — 30 excitations à la seconde, volt. 16,8.

Les secousses composant le tétanos deviennent de plus en plus apparentes.

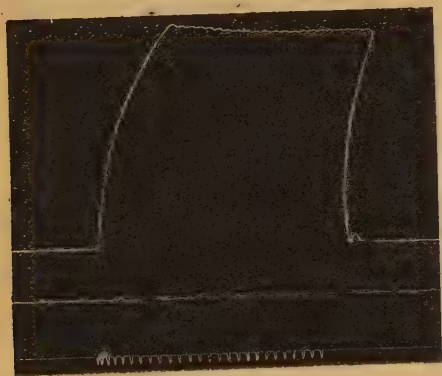
1



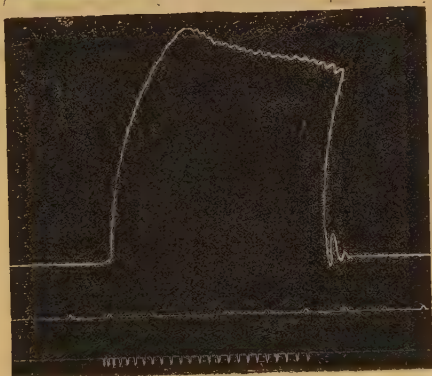
3



2



4



un exemple de ce phénomène. On a obtenu un tétanos complet (gr. n° 1) avec 50 excitations à la seconde et une intensité représentée par 25 (1). Ne changeant pas l'intensité, nous augmentons le nombre des excitations; nous donnons 100 excitations à la seconde le muscle ne répond pas à l'excitation (gr. n° 2). On augmente alors l'intensité (21, 5) et on obtient un tétanos non soutenu (gr. n° 4). Si alors au lieu de 100 excitations à la seconde on en donne 500, on obtient la même série de graphiques. Il faut augmenter l'intensité pour avoir une réponse du muscle (2).

Les physiologistes se sont occupés de la façon dont réagit le muscle sous l'influence des grandes fréquences d'excitations. Mais en général on ne s'est attaché qu'à donner un chiffre représentant le nombre d'excitations suffisant pour que le muscle ne donne plus de réponse. C'est ainsi qu'HELMOLTZ fixait ce chiffre à 600 excitations à la seconde (plus tard 1200); HEIDENHAIN à 500 pour les courants faibles, 6000 et plus pour les courants forts. KRONECKER et STIRLING ont vu le tétanos se produire avec 22000 excitations à la seconde. D'autres ont donné des chiffres représentant le nombre d'excitations nécessaire pour qu'un courant d'induction interrompu agisse comme un courant de pile; c'est-à-dire ne produise plus qu'une contraction à la fermeture et une à l'ouverture. JOLYET produit encore le tétanos avec 1000 excitations à la seconde; avec 1250, il n'a plus qu'une secousse initiale comme celles que nous avons observées lorsque, la fréquence étant

(1) Pour ces grandes fréquences, des exigences de technique nous ont obligé à nous servir de la bobine d'induction; les chiffres indiqués représentent en centimètres l'éloignement des deux bobines.

(2) VIAULT et JOLYET. *Physiologie humaine*, note de la p. 681.

PLANCHE XI

Toutes les fois qu'on augmente la fréquence des excitations, il faut augmenter leur intensité pour avoir une réponse du muscle.

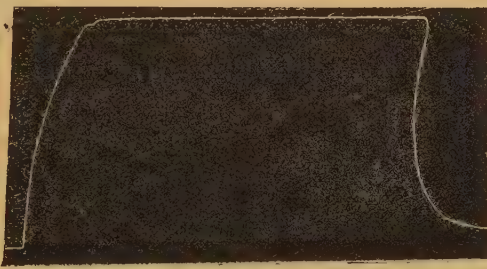
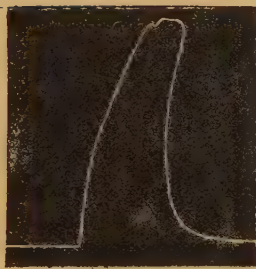
Cylindre 1 tour à la minute — poids tenseur 5 gr. — Excitations produites au moyen d'une bobine d'induction et diapasôns.

	N° 1		
Diapason donnant	Bobine — 25		
50 excitations à la seconde	tétanos complet		
	N° 2	N° 3	N° 4
Diapason donnant	Bobine 25	Bobine 21,5	Bobine 20
100 excitations à la seconde	rien	secousse initiale	tétanos soutenu
	N° 5	N° 6	N° 7
Diapason donnant	Bobine 20	Bobine 18	Bobine 17
500 excitations à la seconde	rien	secousse initiale	tétanos soutenu



2

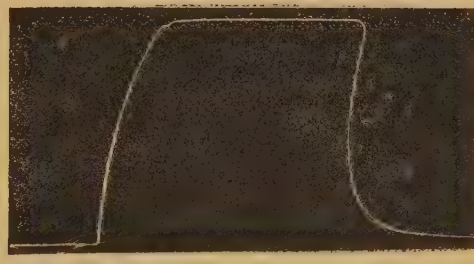
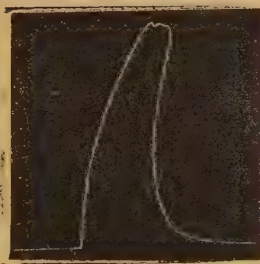
3



4

5

6



7

grande, l'intensité est insuffisante. Mais on ne peut, comme le fait remarquer le professeur RICHET, donner un chiffre absolu du rythme nécessaire à la production de ce phénomène. Il semble en effet qu'on ne doit pas considérer seulement le nombre des excitations et que les différences énormes existant entre les chiffres donnés par les auteurs proviennent de ce qu'en général on ne s'est pas assez préoccupé d'un facteur très important : l'intensité des excitations.

Il est certain qu'au moins jusqu'à 500 excitations chez la sauterelle l'intensité joue un rôle considérable ; alors qu'avec une grande fréquence on n'obtient aucune réponse du muscle, on peut, en augmentant l'intensité, obtenir soit la contraction initiale, soit, en augmentant encore, un tétanos parfait. C'est d'ailleurs l'opinion de M. ENGELMANN (1) pour qui plus l'intensité des excitations est grande, plus le rythme des courants d'induction doit être fréquent pour qu'on puisse assimiler leurs effets à ceux d'un courant de pile constante. HEIDENHAIN (2), donne deux chiffres, l'un pour les courants faibles, l'autre pour les courants forts.

Cette nécessité d'augmenter l'intensité avec la fréquence n'est point particulière aux effets moteurs ; le même phénomène se passe en effet pour la sensibilité. L'expérience est facile à réaliser : on place sur la pointe de la langue les deux fils de la bobine induite, puis, les excitations étant produites au moyen d'un diapason donnant 50 interruptions par seconde, on règle la bobine de façon à percevoir faiblement les excitations ;

(1) Engelmann. *Pflüger's Archiv*, t. IV, p. 14.

(2) Heidenhain. Travaux du laboratoire de Breslau, 1861, p. 64.

si alors on remplace le diapason de 50 par un diapason de 100, on ne perçoit plus rien ; en rapprochant la bobine la perception réapparaît.

On sait aussi que ce qui se produit pour la sensibilité générale se produit également pour la sensibilité spéciale : un son dont les vibrations sont trop rapides cesse d'être entendu.

CHAPITRE IX

De la Fatigue Produite par des Excitations Tétaniques

Si l'on prolonge les excitations tétanisantes pendant un certain temps, on voit apparaître des phénomènes dus à la fatigue. Chez la grenouille et chez la plupart des animaux la forme de la courbe dans ces conditions est la suivante. La ligne myographique monte brusquement et atteint un point où elle devient horizontale ; elle reste horizontale pendant quelque temps, puis descend peu à peu pour revenir très lentement à la ligne de repos. Chez la sauterelle il n'en est pas ainsi ; la ligne reste horizontale d'abord, puis, brusquement, quand vient la fatigue, tombe à la ligne de repos (fig. 7).

La fatigue arrive d'ailleurs dans ce cas extrêmement vite ; il est rare que l'on obtienne chez cet animal un graphique de tétanos prolongé pendant plus de 10 secondes.

Cette rapidité avec laquelle arrive la fatigue du muscle soumis à des excitations tétanisantes est extrême lorsqu'on la compare avec le temps que met à se fatiguer le même muscle soumis à des excitations simples assez éloignées. Peut-être pourrait-on donner pour expliquer cette différence énorme dans les deux cas l'explication suivante : lorsqu'on fait entrer en contraction tétanique prolongée

le muscle extenseur de la patte de la sauterelle, on le met dans des conditions tout à fait contraires à son fonctionne-

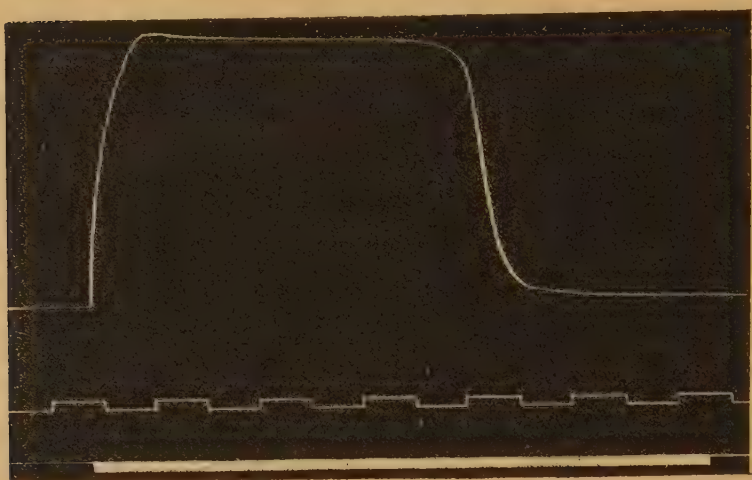


Figure 7.

ment normal. Ce muscle en effet est destiné à produire le saut et par conséquent à donner une contraction qui, si elle est très forte, est aussi de très peu de durée.

On peut encore montrer l'effet de la fatigue produite par des excitations téтанisantes de la façon suivante : On fait donner au muscle une série de courbes téтанiques d'une durée de trois secondes chacune et séparées par un intervalle de 5 secondes. Dans ces conditions, on voit encore la fatigue arriver très vite. Le muscle qui répondait tout d'abord par une courbe téтанique très nette ne répond bientôt plus que par une contraction initiale avec contracture, sorte de téтанos non soutenu qui lui-même diminue très vite de hauteur et de durée.

CHAPITRE X

Tétanos Rythmique

Dans certaines conditions, le muscle, au lieu de répondre par une contraction soutenue aux excitations tétaniques, donne une forme particulière de tétanos. La partie supérieure du tracé, au lieu d'être parfaitement droite, présente des alternatives d'ascension et de descente. Ces oscillations étant parfois très régulières, cette forme particulière du tétanos a reçu le nom de *tétanos rythmique*. Le tracé dans ce cas ressemble à un tracé de tétanos incomplet dans lequel les secousses constituantes sont très peu fusionnées. Il y a cependant entre le tétanos rythmique et le tétanos incomplet une très grande différence ; car dans le premier chaque oscillation ne correspond pas à une seule excitation et par conséquent n'est pas une secousse simple.

Cette forme spéciale de la contraction tétanique a été observée pour la première fois par RICHET dans le muscle de la pince de l'écrevisse, mais n'est point particulière à cet animal. On doit dire cependant que certains animaux sont plus aptes que d'autres à donner des contractions rythmiques. Chez la grenouille, le tétanos rythmique est assez rare ; on le produit cependant assez facile-

ment, comme l'a montré LIVON (1), lorsque l'animal a été empoisonné par l'acide salicylique.

Il semble qu'en général cette forme particulière du tétanos s'observe plus souvent chez les invertébrés que chez les vertébrés. Chez certaines espèces même, la contraction physiologique normale est rythmique et leurs muscles ne répondent aux excitations que par un tétanos rythmique. C'est ce qui se produit par exemple chez le *Rhizostoma Cuvieri*, chez lequel DE VARIGNY (1) dit n'avoir jamais pu obtenir qu'un tétanos rythmique : « Il semblerait, dit cet auteur, que les muscles eussent pour fonction, non de se contracter purement et simplement, mais de se contracter rythmiquement, tant le rythme fait partie intégrante de la physiologie de ceux-ci. Il est relativement malaisé de provoquer une contraction isolée ; presque toujours une fois que l'on a, par des excitations successives, réveillé l'excitabilité du muscle, des contractions continuent à se produire après cessation des excitations, comme si on avait remonté un mécanisme préexistant (2). »

Le même auteur observa le tétanos rythmique chez d'autres invertébrés marins : *Portunus puber*, *Pagurus callidus*, *Eledone*. Il a été produit également avec facilité par ROMANES (3) chez différentes méduses ; *Eledone*, *Rhizostome*, *Aurelia aurita*, etc.

On ne s'est pas beaucoup occupé du tétanos rythmique chez l'insecte. Il a paru cependant dans les *Archives de*

(1) LIVON. C. R. de l'Acad. des Sc., 1879, t. 89, p. 956.

(2) DE VARIGNY, Sur le tétanos rythmique dans les muscles d'invertébrés marins. C. R. de la Soc. de Biologie, séance du 19 décembre 1885, p. 751.

(3) ROMANES. Concluding Observations on the locomotor system of Medusæ. Philosophical Transactions, 1880, pp. 161-202.

DUBOIS-REYMOND un travail de K. SCHONLEIN (1) sur les contractions rythmiques provoquées dans les muscles striés par l'irritant tétanisant ; l'auteur y étudie le phénomène sur les muscles des pattes du *Dytiscus marginalis*.

Chez la sauterelle, le phénomène nous avait paru si facile à produire et par conséquent à étudier que nous avions eu un moment l'intention d'en faire l'unique objet de notre thèse ; mais n'ayant pu donner suite à notre projet, nous n'allons qu'effleurer ce sujet, espérant que nous pourrions plus tard reprendre et continuer ces recherches.

Sur certains graphiques, le tétanos rythmique obtenu chez la sauterelle est extrêmement régulier. Dans le graphique n° 1 de la planche XII par exemple, on voit très régulièrement une contraction se produire toutes les six excitations. Sur d'autres graphiques, les oscillations ne sont pas toutes identiques et sur certains, comme le n° 2, on voit que le muscle est passé tour à tour par des périodes d'excitation croissante et décroissante, de sorte que si l'on réunissait les sommets des diverses contractions on obtiendrait une courbe sinusoïde. On observe aussi, comme le montrent les graphiques ci-joints, divers types de tétanos rythmique. Le plus souvent le tétanos rythmique affecte le type descendant ; on observe cependant parfois le type ascendant. Le graphique n° 2 est un exemple de ce tétanos rythmique ascendant décrit déjà par DE VARIGNY (2). Il semblerait même que, dans ce graphique, il y eut une véritable tendance à la fusion des secousses ryth-

(1) K. SCHONLEIN. Ueber rhythmische contractionen quergestreifter Muskeln auf tetanisch Reizung. (Archiv. de DUBOIS-REYMOND, 1882.)

(2) DE VARIGNY. Sur le tétanos rythmique chez les muscles d'invertébrés (Archives de Physiologie). 1886, p. 151.

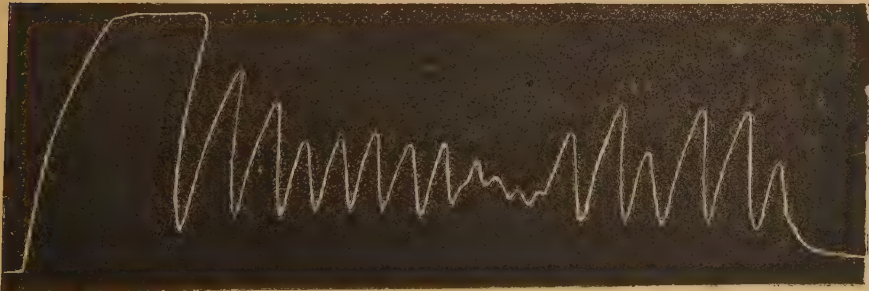
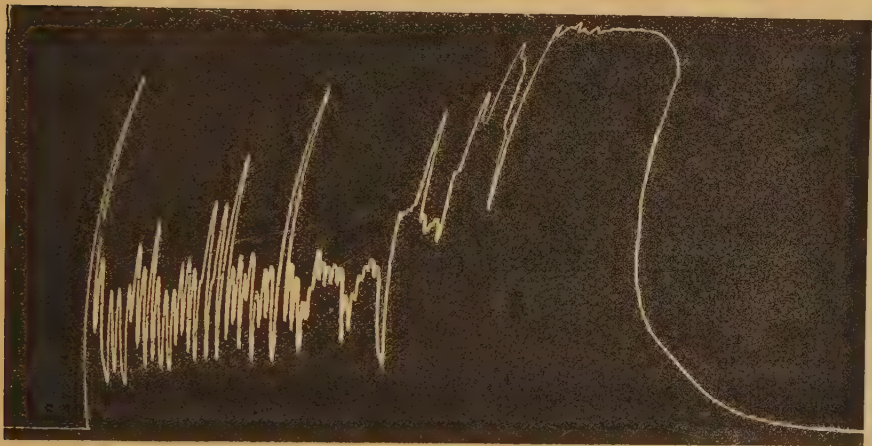
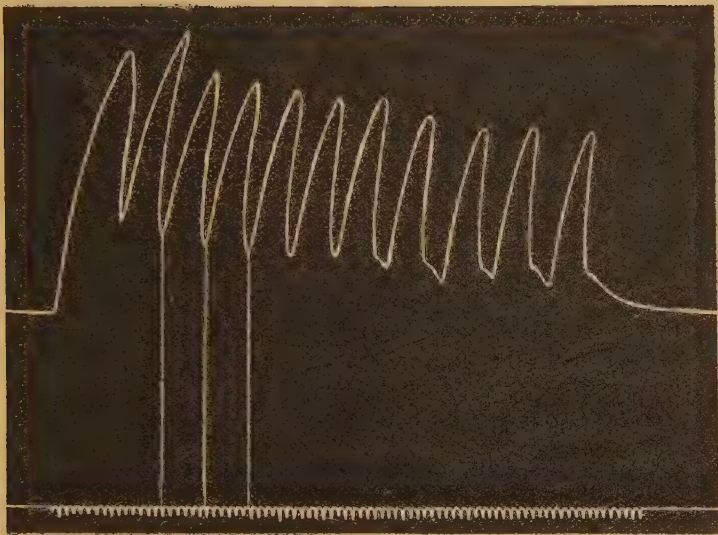
PLANCHE XII

Tétanos rythmique.

N° 1. — Cylindre faisant 7 tours à la minute, 50 excitations à la seconde, téтанos rythmique régulier.

N° 2. — Cylindre faisant 1 tour à la minute, 50 excitations à la seconde. Le muscle passe alternativement par des phases d'excitabilité croissante et décroissante. — Le téтанos prend à la fin le type ascendant avec tendance à la fusion des secousses.

N° 3. — Cylindre. 7 tours à la minute, 100 excitations à la seconde. Le téтанos, d'abord complet, se transforme en rythmique.



miques; on pourrait se demander même si certains téтанos complets obtenus avec de très grandes fréquences ne sont pas des téтанos rythmiques dont les différentes ondulations se seraient fusionnées. Il y aurait alors deux espèces de téтанos complet ne différant pas du tout au point de vue graphique, mais différents dans leur mode de production. L'un serait produit par la fusion de secousses simples répondant à toutes les excitations; l'autre par la fusion de contractions rythmiques ne répondant pas à toutes les excitations. Certains des graphiques que nous avons obtenus peuvent faire émettre cette hypothèse; mais nos recherches à ce sujet ne sont pas assez complètes pour nous permettre d'insister sur ce point.

Quelles sont les conditions nécessaires à la production du téтанos rythmique? Les auteurs qui se sont occupés de la question ne sont pas du tout d'accord sur ce point. Pour les uns, le téтанos rythmique se produit chez les muscles d'animaux fatigués (POMPILIAN); pour d'autres, le muscle doit au contraire être très frais et très vivant (DE VARIGNY). Somme toute, on ne connaît pas encore aujourd'hui les conditions indispensables à la production de ce phénomène, aussi ne peut-on pas le reproduire à coup sûr; cependant la plupart des auteurs s'accordent à dire que, pour obtenir le téтанos rythmique, on doit employer des excitations faibles et très fréquentes.

La fréquence semble être en effet une condition indispensable, à part chez certains animaux tout particulièrement prédisposés aux contractions rythmiques, chez lesquels on peut produire le téтанos rythmique même avec un courant continu (DE VARIGNY).

Chez la sauterelle, nous n'avons pas obtenu le téтанos

rythmique à moins de nous servir d'un courant induit interrompu 50 fois par seconde au minimum, sauf dans un cas où nous l'avons observé avec 37 excitations à la seconde. Il s'agissait d'une expérience faite sur un muscle fatigué ; il donna d'abord un tétanos complet qui devint bientôt rythmique, probablement, par l'effet de la fatigue. Nous avons d'ailleurs obtenu plusieurs fois des tracés analogues ; le tétanos d'abord complet, se transformant en rythmique (fig. 3 pl. XII). Cela donnerait à penser que la fatigue est aussi un facteur important dans l'apparition du phénomène.

Nous avons obtenu des tétanos rythmiques, avec 50, 100, 500 excitations à la seconde. En faisant ces expériences, nous avons constaté que la même loi relative au rapport entre l'intensité et la fréquence des excitations s'applique au tétanos rythmique aussi bien qu'au tétanos ordinaire. Toutes les fois que nous avons augmenté d'une façon considérable la fréquence des excitations, il nous a fallu également augmenter leur intensité pour avoir une réponse du muscle.

Quelle explication doit-on donner à la production de ce tétanos rythmique ? On ne peut s'empêcher, lorsque l'on étudie cette question, de penser à un muscle dont la fonction est essentiellement rythmique : le cœur. N'y aurait-il pas similitude entre le rythme cardiaque et les contractions rythmiques observées dans les autres muscles et l'explication que MAREY a donnée du rythme du cœur ne pourrait-elle s'appliquer également à ces contractions ? Il semble en effet que, de même que pour le cœur il y a une période pendant laquelle la fibre musculaire est inexcitable, il existe pour les autres muscles une période

pendant laquelle elle l'est moins. Cette diminution d'excitabilité que ROMANES fait seule entrer en jeu dans l'explication qu'il donne du phénomène, n'est pas le seul facteur du tétanos rythmique ; il semble que, comme le dit RICHET, on doit tenir compte aussi de l'augmentation de l'excitabilité due aux excitations antérieures. De sorte que pour ce dernier auteur le muscle passerait alternativement par des phases d'excitabilité croissante et décroissante, la phase d'excitabilité décroissante étant employée à la réparation du muscle. Le tétanos rythmique serait donc un tétanos complet, chaque oscillation étant produite par la fusion d'un certain nombre de secousses simples.

CHAPITRE XI

Quelques Considérations sur les Mouvements Volontaires du Saut chez le *Decticus verrucivorus*.

Nous n'avons pas étudié au moyen de la méthode graphique les mouvements volontaires de l'animal qui nous occupe. Cette étude eût été très difficile, même impossible, car l'animal, gêné par l'appareil, n'eût point donné la contraction normale qui sert pour le saut ; or celle-là seule eût été intéressante car, en dehors de ce cas particulier, n'importe quelle ligne irrégulière tracée sur le papier représente, comme le fait remarquer RICHET, un mouvement volontaire. Nous nous sommes donc borné simplement à l'observation de l'animal en liberté.

Le muscle extenseur de la patte est destiné à produire le saut. Sa contraction est, comme tout mouvement volontaire, une contraction tétanique. On en est convaincu lorsqu'on a observé l'animal pendant le saut ; les pattes postérieures sont étendues derrière lui, indiquant ainsi que la contraction de l'extenseur persiste tant qu'il est en l'air. Mais cette contraction doit être extrêmement brusque et forte. L'animal en effet, dont le corps pèse de 1 gr. 50 à 2 gr., peut être projeté à une distance de plusieurs mètres. On comprend dès lors qu'après cet effort consi-

dérable le muscle soit épuisé ; mais si nous avons vu dans les chapitres relatifs à la fatigue que le muscle extenseur s'épuise très vite sous l'influence de l'excitation tétanique, nous avons vu aussi que la réparation en est rapide. L'animal peut en effet, après quelques secondes, faire un autre saut semblable au premier. Il est obligé, avant de le produire, de rester quelque temps immobile ; ce temps de repos, qu'il faut choisir pour capturer facilement l'insecte et qu'il emploie en partie à replier ses membres postérieurs dans la position la plus favorable pour le saut, semble précisément destiné à permettre la réparation du muscle.

CONCLUSIONS

On peut, au moyen de la méthode graphique, étudier sur le muscle extérieur de la patte du *Decticus verrucivorus* presque tous les phénomènes observés sur les muscles des autres animaux.

Certains même, comme l'addition latente, la contraction et le tétanos rythmique, semblent beaucoup plus faciles à produire et sont plus nets chez la plupart des animaux étudiés jusqu'ici.

La secousse simple a une durée totale de 10 centièmes de seconde. — La période latente dure 8 millièmes de seconde en moyenne et la période d'énergie décroissante est normalement plus courte que la période d'énergie croissante.

Les diverses phases de la secousse musculaire simple sont modifiées par le poids tenseur, la fatigue, l'intensité de l'excitation.

Le poids diminue la hauteur et la durée de la secousse simple et égalise les deux périodes d'ascension et de descente.

La fatigue diminue la hauteur, égalise d'abord les deux périodes de la secousse, mais plus tard en allonge la durée totale en augmentant considérablement la période de descente. — La fatigue vient assez lentement et le muscle se répare vite.

Il y a parfois, lorsqu'on augmente l'intensité de l'excitation, des secousses sous-maximales ; mais cela est rare et elles sont en tout cas très peu nombreuses. — Le plus ordinairement, lorsqu'on augmente l'intensité, la hauteur et la durée totale de la secousse diminuent pendant que la période latente augmente¹.

Des excitations électriques rapprochées augmentent considérablement l'excitabilité du muscle — d'où il s'ensuit que le phénomène de l'addition latente est très facile à produire.

Le tétanos complet est produit avec un minimum de 35 excitations à la seconde, sans que l'intensité de l'excitation semble jouer un rôle très considérable dans le fusionnement des secousses.

Lorsqu'on augmente beaucoup la fréquence, il faut également augmenter l'intensité pour obtenir un tétanos.

Le tétanos rythmique s'obtient facilement avec des excitations de 50, 100, 500 à la seconde. La même loi, relative aux rapports de la fréquence et de l'intensité, s'applique au tétanos rythmique comme au tétanos ordinaire.

Il semble que la fatigue joue un certain rôle dans l'apparition du tétanos rythmique.

Vu : le Président de Thèse,

CHARLES RICHEL.

Vu : le Doyen,

BROUARDEL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- VITTORIO ADDUCO. — Contribution à l'étude des muscles striés. *Arch. italiennes de Biologie*. 1886.
- BEAUNIS. — Nouveaux éléments de Physiologie humaine, 3^e édition Paris, 1888.
- CAMERANO. — Recherches sur la force absolue du muscle des insectes. Muscle fléchisseur des mandibules des coléoptères. *Arch. it. de Biologie*. 1893.
- CARVALLO ET WEISS. — Influence de l'intensité et de la fréquence des excitations sur la production du tétanos physiologique. *Journal de Physiologie et de Pathologie générale*, p. 443, 15 mai 1899.
- CASH. — *Archiv für Physiologie*. Supplément, pp. 147-160. 1880.
- CHARBONNEL SALLÉ. — Excitation électrique des nerfs moteurs et électrotonus. Thèse de Paris, 1881.
- CONTEJEAN. — Sur l'autotomie chez la sauterelle et le lézard. *C. R. de la F. des Sc.* 27 octobre 1890.
- ENGELMANN. — *Pflüger's Archiv*, t. IV, p. 64.
- FLEISCHL. — *Centralblatt f. med. Wiss.* p. 469, 1875.
- FRÉDÉRICQ. — *Revue scientifique*, p. 618, 13 novembre 1886.
- Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile. *Bulletin de l'Acad. R. de Belgique*, 1876.
- HEIDENHAIN. — Travaux du laboratoire de Breslau, p. 64, 1861.
- HERMANN. — *Handbuch der Physiologie*, t. I, p. 108.
- LABOULBÈNE. — Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales, article Sauterelle.
- LIVON. — *Comptes-rendus de l'Académie des sciences*, t. 89, p. 956. 1879.
- MAREY. — Du mouvement dans les phénomènes de la vie. 1886.
- Recherches sur le mécanisme du vol des insectes. *Journal d'anatomie*, t. VI, p. 19, 1869.
- La Méthode graphique.

- MENDELSSOHN. — Recherches sur l'excitation latente du gastro-cnémien. (Travaux du laboratoire de Marey).
- PATRIZI. — Sur la contraction des muscles striés et sur les mouvements du *Bombyx mori*. *Archives italiennes de Biologie*, p. 177. 1893.
- PLATEAU. — Recherches sur la force absolue des insectes. *Bull. de l'Acad. R. de Belgique*, 2^e série, vol. XX, 1865, et vol. XXII, 1866.
- POMPILIAN. — La contraction musculaire et les transformations de l'énergie. Thèse de Paris, 1897.
- RANVIER. — Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire 1876.
- RENAUT. — Traité d'Histologie pratique.
- RICHTER. — Dictionnaire de Physiologie, articles : Autotomie, Addition.
- *C. R. de l'Académie des Sciences*. Juin 1879.
- Physiologie des muscles et des nerfs. Paris, 1882.
- ROLLET. — Beiträge zur Phys. der Muskeln (Denkschriften der Math Naturwiss. Classen der Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, vol. LIII, p. 50.
- ROMANES. — Concluding observations on the locomotor system of *Medusæ*. *Philosophical transactions*, pp. 161-202, 1880.
- K. SCHONLEIN. — Ueber rhythmische contractionen quergestreifter Muskeln auf tetanische Reizung (*Archiv de Dubois-Reymond*, 1882).
- TIEGEL. — *Archiv. de Pflüger*, t. XIII, pp. 71-83.
- VARIGNY (DE). — Recherches expérimentales sur la contraction musculaire chez les invertébrés. Thèse de la Faculté des Sc. Paris, 1886.
- Sur le tétanos rythmique chez les muscles d'invertébrés marins. *C. R. de la Soc. de Biol.*, séance du 19 décembre 1885 p. 751.
- Sur le tétanos rythmique chez les muscles d'invertébrés. — *Archives de Physiologie*, 1886, p. 151.
- VIAULT ET JOLYET. — Physiologie humaine.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	7
CHAPITRE PREMIER. — Anatomie et histologie du muscle.....	13
Structure histologique des muscles.....	15
CHAPITRE II. — Technique générale.....	22
1. — Instrumentation.....	22
I. Levier-myographe.....	22
II. Support excitateur.....	23
2. — Manuel opératoire général.....	24
CHAPITRE III. — Secousse musculaire simple.....	30
1 ^o Période latente.....	31
2 ^o Période d'énergie croissante.....	32
3 ^o Période d'énergie décroissante.....	34
CHAPITRE IV. — Influence du poids tenseur sur la forme, la durée, l'amplitude de la secousse musculaire simple.	35
CHAPITRE V. — Effets de la fatigue sur la secousse musculaire simple.....	43
CHAPITRE VI. — Influence de l'intensité de l'excitation sur la forme, la durée et l'amplitude de la secousse musculaire simple.....	53
Contracture.....	63
CHAPITRE VII. — Augmentation de l'excitabilité du muscle sous l'influence d'excitations électriques rapprochées..	69
CHAPITRE VIII. — Tétanos.....	75
CHAPITRE IX. — De la fatigue produite par des excitations tétaniques.....	93

CHAPITRE X. — Tétanos rythmique	95
CHAPITRE XI. — Quelques considérations sur les mouvements volontaires du saut chez le Decticus verrucivorus	104
CONCLUSIONS.....	106
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	108

